ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 84

12

ДЕКАБРЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
1999

УДК 581.5 : 528.946

© И. С. Ильина, Т. К. Юрковская

ФИТОЭКОЛОГИЧЕСКОЕ КАРТОГРАФИРОВАНИЕ И ЕГО АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ[1]

I. S. ILJINA, T. K. YURKOVSKAYA. PHYTOECOLOGICAL MAPPING AND ITS URGENT PROBLEMS

Рассматриваются актуальные проблемы картографирования растительного покрова. Основополагающие принципы фитоэкологического картографирования были заложены классиками отечественного геоботанического картографирования — Н. И. Кузнецовым, Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавой. На современном этапе выделено 3 крупные проблемы: повышение информативности фитоэкологических карт; развитие теории фитоэкологического картографирования, что связано с реализацией системного подхода и разработкой концепции экосистемного картографирования; применение компьютерных технологий и использование геоинформационных систем в создании фитоэкологических карт.

Ключевые слова: растительность, фитоэкологическое картографирование, экосистема, классификация, биоразнообразие, информативность, корреляция, геоинформационные системы.

В данной статье мы попытаемся рассмотреть некоторые актуальные проблемы в области картографирования растительного покрова. В качестве основного мы выдвигаем положение о том, что фитоэкологическое картографирование — это новый современный этап в развитии картографии растительности.

Прежде всего необходимо отметить, что основополагающие принципы фитоэкологического картографирования были заложены нашими классиками: Н. И. Кузнецовым, Е. М. Лавренко, В. Б. Сочавой. Они воплощены ими, их учениками и последователями в лучших отечественных картографических произведениях.

Что же такое фитоэкологическое картографирование? Его суть лучше всего раскрыл академик Сочава (1974), когда написал, что карта растительности — это канал геоботанической информации о свойствах среды обитания. Опыт современной картографии растительного покрова в полной мере подтверждает это положение. На многих геоботанических картах — картах крупных регионов, СССР, картах мира и материков — через многомерность и многоступенчатость классификаций растительности, положенных в их основу, через отражение флористико-фитоценотических, структурных, динамических, эколого-географических и других черт растительного покрова нашли отражение важнейшие черты природы: широтно-климатическая зональность, гидролого-геоморфологическая секторность, эдафические свойства субстратов, важнейшие эколого-динамические процессы: заболачивание, засоление, криогенные явления и др. В качестве примеров можно назвать последнюю опубликованную карту «Растительность СССР. М. 1 : 4 000 000» (1990) и ряд предшествующих ей карт: «Карта растительности бассейна Амура. М. 1 : 2 500 000» (1969), «Карта растительности юга Восточной Сибири. М. 1 : 1 500 000» (1972), «Растительность Западно-Сибирской равнины. М. 1 : 1 500 000» (1976), «Карта растительности европейской части СССР. М. 1 : 2 500 000» (1979) и др.

Новый, современный этап в развитии картографии растительности связан прежде всего с бурным ростом экологических направлений во всех отраслях науки. Но термин «фитоэкологическое картографирование» — это не дань моде, а веление времени! Сейчас мы должны четко определить свои позиции и свое место в системе всех экологических направлений в исследованиях природы и исследованиях взаимодействия Человека и Природы. Именно на это делается самый большой акцент — и не только у нас в стране, но и во всем мире.

---

[1] Текст доклада, зачитанного на пленарном заседании II (X) съезда Русского ботанического общества.

На состоявшемся в Санкт-Петербурге в 1995 г. Международном совещании по фитоэкологическому картографированию, посвященном 90-летию В. Б. Сочавы, глава французской картографической школы проф. P. Ozenda (Озанда, 1997) сказал об этом так: «...усилия исследователей должны устремляться в двух направлениях: с одной стороны, на использование карты растительности как средства анализа среды, с другой — на применение полученной с помощью карты информации для организации жизни Человека».

Итак, первое направление в фитоэкологическом картографировании, которое остается наиболее актуальным, но которое приобретает сейчас новые аспекты, — это повышение экологической информативности наших карт. В этом плане на данном этапе очень важно определить свое место в решении одной из важнейших фундаментальных проблем — проблемы изучения и охраны биологического разнообразия. Именно фитоэкологические карты разных масштабов должны быть основным инструментом для организации геоботанической информации по биоразнообразию на фитоценотическом и на всех надфитоценотических уровнях. Эта информация должна быть очень обширной и разносторонней и должна передаваться через комплекс фитоценотических, флористических, структурных, динамических, ценогенетических, эколого-географических и других показателей растительного покрова.

Каковы же в связи с этим основные пути передачи экологической информации на картах растительности? Есть несколько путей осуществления этой идеи.

Наши зарубежные коллеги, и в первую очередь представители французской картографической школы, которые уже давно называют свои карты фитоэкологическими, идут в основном по пути насыщения карты растительности экологическим содержанием. Этот же путь считают главным в фитоэкологическом картографировании и грузинские ботаники (Джандиери, Зазанашвили, 1984).

На современных картах растительности Альп (Ozenda, Pautou, 1995), созданных во французском центре фитоэкологической картографии в Гренобле под руководством проф. P. Ozenda, отражены серии растительных сообществ, которые показаны на фоне соответствующих условий влажности, теплообеспеченности и освещенности. Эти экологические факторы показаны на карте растительности через гамму ярких цветов.

Вообще, французские ботаники-картографы придают растительности особое значение в индицировании экологической информации о климате. Другие авторы (Dobremez, Vartanian, 1974) считают, например, что с помощью биоклиматических индексов, показанных на фитоэкологической карте, можно составлять климатические карты гораздо точнее, чем по метеорологическим данным.

Этот же путь насыщения экологической информацией карт растительности можно увидеть и на примере изданного в Америке прекрасного геоботанического атласа района Аляски (Walker et al., 1980). Здесь в каждом контуре карты помещена формула, содержащая цифровые и буквенные индексы показателей растительности, рельефа, почв и климата. У нас в стране давно уже используются подобные методы, но в основном на специализированных картах — землеустроительных, кормовых, индикационных.

Другой путь повышения фитоэкологической информативности — это создание корреляционных эколого-фитоценотических карт, на которых связи растительности с факторами среды находят количественное выражение. Первый опыт в конце 1970-х гг. был предпринят Сочавой, под руководством которого сибирскими геоботаниками была создана такая карта для территории Азиатской России (Букс, 1976: Букс и др., 1977). Границы геоботанических выделов на этой карте коррелировали с показателями тепла и влаги, с данными о рельефе и продуктивности растительности.

В Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) РАН создана крупномасштабная хионогеоботаническая корреляционная карта, легенда которой построена в виде ряда возрастания упорядоченного разнообразия растительности, отражающего разную степень скореллированности характеристик снежного и растительного покрова (Холод, 1992). Ее концепцией послужило развиваемое автором представление о соотношении характеристик растительности (пространственная структура, степень сомкнутости) и снежного покрова (мощность, плотность снега и др.). Хионогеоботаническая карта построена на основе геоботанической, где каждому номеру карты поставлена в соответствие та или иная совокупность характеристик снежного покрова. Выявление степени тесноты связи снег—растительность позволило построить ряд возрастания зависимости пространственной организации растительного покрова от закономерностей залегания снежного покрова.

В перспективе еще один, наиболее сложный, но очень информативный путь картографирования фитоэкологических моделей, главным образом функциональных, где бы главнейшие свойства растительности были приведены к интегральным показателям ее биологической продуктивности и скоррелированы с главнейшими дифференцирующими факторами среды. В этом направлении сейчас работают ботанико-картографы Грузии (Зазанашвили, 1990). Но совершенно ясно, что это наиболее трудоемкий путь, он требует получения экспериментальных данных стационарных исследований, кроме того, применения системного подхода, компьютерных технологий, разработки адекватного математического аппарата и пр.

Суммируя сказанное и признавая разные пути повышения фитоэкологической информативности карт растительности, мы не должны забывать наш главный классический путь и главную идею этого процесса: через растительность отражать экологическую среду обитания.

Насыщая в процессе картографирования содержание карт растительности экологической информацией, надо добиваться того, чтобы эта экология отражалась в самой растительности — в ее фитоценотических, флористических, структурных, динамических и других свойствах. Большинство современных карт растительности отвечает этим требованиям. В них закодирована огромная экологическая информация. И одна из проблем заключается в том, чтобы уметь декодировать эту информацию.

Сегодня перед всеми специалистами, использующими современные фитоэкологические карты, стоят более сложные задачи: надо уметь правильно читать современную отечественную и зарубежную карту растительности так, чтобы извлечь из нее максимум информации о свойствах растительности и экологической среды.

Следующая большая и актуальная проблема фитоэкологического картографирования связана с развитием его теории. Здесь мы должны развивать и продолжать идеи наших классиков, и прежде всего идеи В. Б. Сочавы (1972, 1976, 1979).

Значительный вклад в развитие теории фитоэкологического картографирования внесла системная парадигма. Системно-структурный подход, структурно-динамический анализ, понимание картируемых подразделений растительности как компонентов экосистем — все это чрезвычайно много дает для разработки принципов и методов современного фитоэкологического картографирования. Одним из путей реализации системного подхода в фитоэкологическом картографировании является создание карт экосистем, что представляется нам очень важным и перспективным. В настоящее время коллективом авторов под руководством П. Д. Гунина создана карта экосистем Монголии (Ecosystems..., 1995), в этом же направлении успешно работают в Институте ботаники и фитоинтродукции Казахстана (Огарь, Рачковская, 1999). На данном этапе при разработке самой концепции построения карт экосистем особенно важно выработать правильный методологический подход, надо стремиться к тому, чтобы карты экосистем не подменялись картами геосистем или иных природных комплексов.

Как известно, экосистема в отличие от геосистемы понимается как биоцентрическая система, которая через биокомпонент, в данном случае через растительность, преломляет и отбирает дифференцирующие факторы среды. В связи с этим фитоценосистема как объект картографирования — это не суммативная система, не только совместный показ биотических и абиотических компонентов и не результат простого насыщения геоботанических карт экологической информацией, а итог глубокого синтеза и интеграции на основе изучения системообразующих и структуроформирующих связей главнейших свойств растительности и среды.

Конкретно это выражается в том, что на картах экосистем наряду с растительностью могут быть показаны и другие экологические факторы, но это должны быть факторы, дифференцирующие растительность именно в данной экосистеме. Например, на картах пойменных экосистем должны быть отражены показатели поемности и аллювиальности, на картах тундровых экосистем — глубины сезонного протаивания грунтов и т. п.

Другой путь реализации системного подхода в фитоэкологическом картографировании — это построение карт эпитаксонов. Такие карты начали создаваться впервые под руководством В. Б. Сочавы для крупных сибирских регионов — юга Восточной Сибири, Западной Сибири, Якутии (Букс, Тимирбаева, 1972; Белов, 1973; Ильина и др., 1977). Сейчас в этом направлении интересно работают наши уральские коллеги — авторы «Фитоэкологической карты Свердловской области» (Горчаковский и др., 1995). Но особо следует отметить самую последнюю из изданных карт — «Карту растительности Московской области» среднего масштаба (Микляева, Огуреева, Суслова и др., 1996). Ясно, насколько важна и актуальна такая карта (Ленинградская обл. до сих пор не имеет таковой).

На этой карте реально воплощена идея эпитаксона. Эпиассоциация и эпиформация трактуются как эколого-динамические системы, отражающие различные пути динамического состояния растительности — наиболее устойчивые коренные и все связанные с ними переменные: серийные, коротко- и длительнопроизводные растительные сообщества и т. д. Но главным в этих эпитаксонах являются их системообразующие связи: пространственно-экологические и географические, сукцессионно- или флуктуационно-динамические и др. Именно эти связи делают каждую из этих систем единой, целостной и четко выраженной в пространстве, что и позволяет ее картировать. Авторы указанной карты совершенно правильно выделяют эпитаксон не только на фитоценотической, но и на ландшафтно-экологической основе. Без этого, например, невозможно определить самый устойчивый зонально-региональный тип в плакорных условиях — коренное материнское ядро. Все производные и переменные состояния эпитаксонов также выделяются не только на основе фитоценотического и флористического анализов, но также путем построения факторальных эколого-фитоценотических рядов.

В результате на карте Московской обл. в лесном типе растительности показано большое количество совершенно реальных эпитаксонов, содержащих по 5—6 переменных структур, подчиненных конкретным коренным типам. Но именно благодаря этому карта дает очень ценную информацию и о современном составе и состоянии лесов, об их динамических современных тенденциях, на основе чего можно делать прогнозы и давать правильные оценки современного состояния.

В теории картографирования растительного покрова, тем более в фитоэкологическом картографировании всегда главнейшим и самым сложным считается вопрос о разработке той классификации, которая должна быть положена в основу построения легенд карт. Сейчас уже ясно, что в отношении единиц среднего таксономического ранга (непосредственно картируемых и их объединений) необходимо прежде всего сохранить и развивать принципы классификации на фитоценотической основе, на динамической основе и на структурной основе.

В отношении применения флористических классификаций для построения легенд карт пока еще много неясного. Несомненно, что эти классификации перспективны с точки зрения преодоления формально-фитоценотических подходов при типизации прежде всего полидоминантных сообществ, при этом группы диагностических характерных видов хорошо выявляют экологическую специфику картируемых единиц. Однако их географические связи прослеживаются слабо, а высшие категории классификации и картографирования получаются очень абстрактными.

В перспективе в связи с развитием системного подхода необходимо более глубоко разрабатывать типологию экосистем и эпитаксонов. И здесь нам кажется самым важным не отступать от биоцентричности, от решающей роли самого растительного покрова в дифференциации природной среды. Вопросы классификации высших подразделений растительного покрова наиболее актуальны и сложны при создании карт крупных регионов, карт мира и континентов. Традиционные зонально-типологические и зонально-региональные подходы здесь неоспоримы и будут применяться всегда. Однако надо идти дальше.

Соединение фитоценотических и флористических принципов на генетической и эколого-географической основах — именно такой подход к выделению высших категорий растительного покрова в наибольшей степени будет отвечать современным принципам мелкомасштабного фитоэкологического картографирования.

Сейчас по Международной программе разрабатывается концепция построения новой обзорной карты растительности Азии (Сафронова и др., 1997а, б). Над ней работает большой коллектив авторов из представителей нашей страны (БИН, Московский и С.-Петербургский университеты) и из зарубежных стран (Франция, Индия, Китай и другие страны) (Danin, 1996; Добреме, 1996; Унни, 1996; Хонгканг, 1996; Шипен, 1996). Р. В. Камелиным предложена интересная и перспективная идея разделения Азиатского континента на крупные географо-ценогенетические комплексы, в пределах которых вся дальнейшая дифференциация растительного покрова должна идти разными путями. Но работа в этом направлении предстоит очень большая, мы сейчас уже понимаем, что основные трудности будут именно при классификации растительности Азиатской России.

Последняя из современных проблем, которую мы затронем, это применение компьютерных технологий и использование ГИС для усовершенствования методов создания и повышения информативности фитоэкологических карт. Сейчас автоматизированные геоинформационные системы выполняют функции создания тематических карт и их анализа. Методы компьютерной или цифровой картографии применяются очень широко (Берлянт, 1997; Котова, Январева, 1997).

Их неоспоримое преимущество заключается во многом. Это и оперативное автоматизированное и послойное (поэлементное) представление большого количества информации на одной карте; и картографический анализ, позволяющий проводить наиболее объективно сопоставление данных разных тематических карт, аэрокосмических снимков, разных информационных слоев одной карты и таким образом выявлять весь спектр связей растительности с экологическими факторами среды.

Но с другой стороны, надо четко понимать, что это прежде всего арсенал методов, имеющих совершенно объективные ограничения в отношении содержательного картографирования. Трудно, например, на таких картах воспроизводить всю информацию о структурных и динамических свойствах растительности, потому что заложенные в карту пространственно-временны́е связи не имеют на них непосредственного условно-знакового или текстуального обозначения.

Нельзя поощрять стремление многих современных картографов создавать с помощью этих методов всеобъемлющие экологические базы данных, в которых теряются признаки самой растительности. Здесь снова надо исходить из правильных методологических позиций и создавать тематические базы данных и соответствующие им информационные системы связей с точки зрения экосистемного подхода. На этом пути возникает еще много трудностей и нерешенных проблем.

Наверное, уместно будет закончить этот раздел цитатой из статьи P. Ozenda — ученого из Франции, страны, где широко развито компьютерное картографирование: «...современное развитие картографирования зависит не только, как слишком часто думают, от технического прогресса (информатики, банков данных, теледетекции), но прежде всего от прогресса методологического, рождающего новые концепции, это главным образом усилия интеллектуальные, а не совершенствования машин» (Озанда, 1997).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белов А. В. Карта растительности юга Восточной Сибири. Принципы и методы составления // Геоботаническое картографирование 1973. Л., 1973. С. 16—30.

Берлянт А. М. Геоинформационное картографирование: концепция, географические основы // Картография на рубеже тысячелетий: Докл. I Всерос. науч. конф. по картографии (Москва, 7—10 окт. 1997 г.). М., 1997. С. 390—394.

Букс И. И. Методика составления и краткий анализ корреляционной эколого-фитоценотической карты Азиатской России м. 1 : 7 500 000 // Геоботаническое картографирование 1976. Л., 1976. С. 44—51.

Букс И. И., Байбородин В. Н., Тимирбаева Л. С. Корреляционная эколого-фитоценотическая карта м. 1 : 7 500 000 // Эколого-фитоценотические комплексы Азиатской России. Иркутск, 1977. (Приложение).

Букс И. И., Тимирбаева Л. С. Некоторые проблемы географии растительности (в связи с составлением обзорной геоботанической карты) // Геоботаническое картографирование 1972. Л., 1972. С. 27—38.

Горчаковский П. Л., Никонова Н. Н., Фамелис Т. В. и др. Фитоэкологическая карта Свердловской области. М. 1 : 500 000. Свердловск, 1995. 1 л.

Джандиери К. И., Зазанашвили Н. И. К вопросу об экологическом картографировании // Геоботаническое картографирование 1984. Л., 1984. С. 55—60.

Добреме Ж. Ф. Классификация и картографирование растительности Гималаев // Геоботаническое картографирование 1994—1995. СПб., 1996. С. 45—50.

Зазанашвили Н. И. Опыт крупномасштабного эколого-геоботанического картографирования высокогорий Большого Кавказа (на примере северо-западной части Казбегского района ГССР) // Геоботаническое картографирование 1990. Л., 1990. С. 38—55.

Ильина И. С., Лапшина Е. И., Махно В. Д. и др. Принципы составления обзорной «Карты растительности Западно-Сибирской равнины» // Геоботаническое картографирование 1977. Л., 1977. С. 41—58.

Карта растительности бассейна Амура. М. 1 : 2 500 000 // Амурская тайга. (Комплексные ботанические исследования). Л., 1969. (Приложение).

Карта растительности европейской части СССР. М. 1 : 2 500 000. М., 1979. 6 л.

Карта растительности юга Восточной Сибири. М. 1 : 500 000. М.; Иркутск, 1972.

Котова Т. В., Январева Л. Ф. Проблема согласования в традиционном и геоинформационном картографировании // Картография на рубеже тысячелетий: Докл. I Всерос. науч. конф. по картографии (Москва, 7—10 окт. 1997 г.). М., 1997. С. 395—400.

Микляева И. М., Огуреева Г. Н., Суслова Е. Г. и др. Карта растительности Московской области. М. 1 : 200 000. М., 1996. 2 л.

Огарь Н. П., Рачковская Е. И. Подходы к созданию экологических карт оценочного и прогнозно-рекомендательного типа // Геоботаническое картографирование 1997. СПб., 1999. С. 14—27.

Озанда П. Картография растительности и фитоэкологическое картографирование в Лаборатории биологии растительности Альп Гренобльского университета, Франция // Геоботаническое картографирование 1996. СПб., 1997. С. 31—38.

Растительность СССР. [Карта]. М. 1 : 4 000 000. М., 1990. 6 л.

Растительность Западно-Сибирской равнины. [Карта]. М. 1 : 1 500 000. М., 1976. 4 л.

Сафронова И. Н., Юрковская Т. К., Камелин Р. В. и др. О проекте обзорной карты растительности Азии // Картография на рубеже тысячелетий: Докл. I Всерос. науч. конф. по картографии (Москва, 7—10 окт. 1997 г.). М., 1997а. С. 275—281.

Сафронова И. Н., Юрковская Т. К., Ильина И. С. и др. К созданию новой обзорной карты растительности Азии М. 1 : 4 000 000 // Геоботаническое картографирование 1996. СПб., 1997б. С. 56—63.

Сочава В. Б. Классификация растительности как иерархия динамических систем // Геоботаническое картографирование 1972. Л., 1972. С. 3—18.

Сочава В. Б. Карты растительности в серии карт среды обитания // Геоботаническое картографирование 1974. Л., 1974. С. 3—11.

Сочава В. Б. Логические основы и пути повышения информативности карт растительного покрова // Геоботаническое картографирование 1976. Л., 1976. С. 3—12.

Сочава В. Б. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск, 1979. 190 с.

Унни Н. В. М. Мелкомасштабное картографирование растительности обширных территорий, перспективы использования современных дистанционных методов и ГИС, опыт Индии // Геоботаническое картографирование 1994—1995. СПб., 1996. С. 51—54.

Холод С. С. Опыт создания крупномасштабной корреляционной хионогеоботанической карты ключевого участка арктической тундры // Геоботаническое картографирование 1991. Л., 1992. С. 33—46.

Хонгканг Чи. Картографирование растительности Китая // Геоботаническое картографирование 1994—1995. СПб., 1996. С. 55—58.

Шипен Юнь. Карта растительности Внутренней Монголии М. 1 : 1 500 000, Китай // Геоботаническое картографирование 1994—1995. СПб., 1996. С. 59—63.

Danin A. Vegetation of Israel and Sinai // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 11. С. 14—31.

Dobremez J.-F., Vartanian M. C. Climatologie des séries de végétation des Alpes du Nord // Doc. Cart. Écol. Grenoble, 1974. Vol. 13. P. 29—48.

Ecosystems of Mongolia. [Map]. Scale 1 : 1 000 000 / Ed. by P. D. Gunin, E. A. Vostokova. Moskow, 1995. 15 s.

Ozenda P., Pautou G. Documents pour la Carte de la Végétation des Alpes (Volumes I a X) // Documents de Cartographie Écologique (Volumes XI a XXXI). Résumé et tables. Grenoble, 1995. 83 p.

Walker D. A., Everett K. R., Webber P. J., Brown J. Geobotanical atlas of the Prudhoe Bay Region, Alaska. Hanover (New Hampschire), 1980. 69 p.

Ботанический институт
им В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 11 V 1999

SUMMARY

Phytoecological mapping is a new modern approach in vegetation cartography wich is stimulated by rapid growth of ecological tendencies in all scientific branches. It is necessary to determine clearly our positions with respect to the global problem of interrelation between nature and society. Three large problems are the most urgent now in phytoecological mapping: increase of the information content of ecological maps; development of the theory at the base of system approach and reasonable concepts; application of the computer technologies and using geoinformation systems. The ways of the solution of the above problems are connected with improving the principles and methods of phytoecological mapping.

УДК 581.525

© O. V. Smirnova, A. A. Chistyakova, L. B. Zaugolnova,
O. I. Evstigneev, R. V. Popadiouk, A. M. Romanovsky

ONTOGENY OF A TREE

О. В. СМИРНОВА, А. А. ЧИСТЯКОВА, Л. Б. ЗАУГОЛЬНОВА, О. И. ЕВСТИГНЕЕВ,
Р. В. ПОПАДЮК, А. М. РОМАНОВСКИЙ. ОНТОГЕНЕЗ ДЕРЕВА

The concept of the discrete ontogenesis of plants, by the first, was made by T. A. Работнов (1950). Detailed ontogenetic researches of tree plants had begun since 1970th. At present, the most tree species ontogeny have been described in the East-European forests. Development of all plants has the universal periods that we divide into the structural-functional stages. The last ones were named «ontogenetic stages». The ontogenetic stages mark biological age of plants. Individuals of different species show quite similar enlistment of ontogenetic stages. Each stage in marked by specific growth and morphological characteristics. The plants of the each ontogenetic stage can be distinguished by vitality level. Each vitality level is characterized by specific signs. The vitality of plants may be changed many times during ontogeny. The plants of different life forms and type of propagation have specific traits of ontogeny. The species show high individuality of ontogenetic behavior; it is clear especially in the heterogeneous natural forest community. These results we take into account as a basis for forecast of behavior of species and their groups in permanent changing mosaic environment of natural community.

Key words: ontogeny, biological age, ontogenetic stages, vitality level, life forms.

Ontogeny is a process of both structural and functional development of an organism' from its birth to death. The genetic program of this process is expressed in unstable environment, in natural community created by species coexisting together. So we can consider the development of such community from the ontogenetic point of view, i. e., as a set of complementary processes of both individuals and populations development. The comparative study of ontogeny of all species making up the community could be considered as a basic tool for the study of community functioning and development. In order to carry out this approach a concept adequate for comparison of ontogenetic features of various species have to be introduced. Ontogeny is a continuous process. Its duration may be characterized not only by physical time (years, months, etc.) but also by biological time inherent to organism's life (Harper, 1977; Passeker, 1977; Grubb, 1979). Division of the continuous ontogenetic proces into functional stages allows to obtain the coherent scales of biological time for different species with different life span. This approach is developed in the works of Russian botanists under the name of the «concept of discrete ontogeny» (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976, 1988; Rabotnov, 1978; Gatzuk et al., 1980; The population structure..., 1985).

A detailed study of ontogeny of a lot of species in different communities gives us possibility to state the main principles of this concept.

1. Continuos process of individual plant development may be subdivided into several stages on the ground of structural indicators which reflect functional importance. There are: the presence vs. absence of embryonic, juvenile or mature morphological features; the ability of an individual to reproduce or to propagate vegetatively; the ratio between alive and dead as well as growing and non-growing plant parts.

2. Ontogenetic stages are universal and adequate for plants of various life forms. Ontogeny of plant organism is subdivided into 4 periods and 9 stages (I. Latent period (seed); II. Pre-reproductive period (seedling, juvenile, immature, virginal); III. Reproductive period (young, mature, and old reproductive); IV. Post-reproductive period (senile)).

3. Individual development may be expressed by different ways (polyvariant ontogeny). The polyvariant ontogeny means both temporal and structural diversity of ontogenetic pathways. Temporal variations are expressed in: a) developmental delays, i. e. longer duration of certain ontogenetic stages occurring in unfavorable conditions comparing with the same stages duration in optimal habitats; b) omission of some ontogenetic stages; c) recurrence to earlier ontogenetic stages. Structural variations are expressed in: a) different vitality; b) different life forms; c) different types of propagation.

4. There are no direct correlation between ontogenetic stages and calendar age.

The aim of our study is the analysis of tree synusium in the East European forests from the ontogenetic point of view.

Materials and methods

Field data were collected in 45 areas in Ukraine, Belarus and Russia during 20 years. The field work consisted of two stages. At the first stage model trees of each species were selected (22 tree species were studied). The following parameters were measured for each model tree.

I group. Size parameters: tree height (m); length of primary and secondary crowns (m); crown radii along cardinal directions (N, O, S, E) (m); annual elongation of frame branch (cm); length and width of a leaf or a needle (mm); diameter of trunk at the soil level (cm); diameter of trunk at breast height (cm); length of the trunk part covered by periderm or bark (crust) (m); diameter of root system (m); depth of root system (m); biomass of trunk and branches, i. e., woody biomass (kg); biomass of leaves or needles (kg); leaf surface area (m^2).

II group. Numerical parameters: calendar age (year — yr); order of branching; number of leaves (needles) per annual shoot; number of dead branches; number of seeds; number of anchor roots; number of replacements (substitutions) of leader axis.

III group. Qualitative parameters: shape of primary or secondary crown; leaf (needle) shape inherent to different ontogenetic stages; type of crust (bark) and the extent of its cracking; type of root system; type of diaspore giving rise to the tree.

These statistically verified quantitative and qualitative data were used for compiling the list of diagnostic indicators used for determination of ontogenetic stages, vitality level and other ontogenetic parameters for each tree species (Заугольнова, 1968; Чистякова, 1979; Буланая, 1985; Полтинкина, 1985; Диагнозы и ключи..., 1989; Смирнова и др., 1989; Махатков, 1991; Недосеко, 1993).

At the second stage of our study we set up sample plots (from 1 to 4 ha). Then we determined the ontogenetic stage, vitality and type of propagation for each tree in these plots using diagnostic parameters listed above. Statistical processing and analysis of these data gave us the opportunity to reveal both general and specific ontogenetical peculiarities for tree species under consideration.

Results and discussion

The general description of the ontogeny of tree species

On fig. 1 the sequence of ontogenetic stages of tree plant with different vitality levels is shown. The ontogenetic stages of tree plant have following features.

Seed is characterized by size and biomass, degree of embryo development, duration and type of dormancy, nutrient storage.

Seedling (p) usually possesses partially heterotrophic nutrition type, i. e. it uses both the substances of the maternal plant stored in seed and its own assimilates. It usually consists of cotyledons (which may be either aerial or subterranean), primary shoot, and primary root.

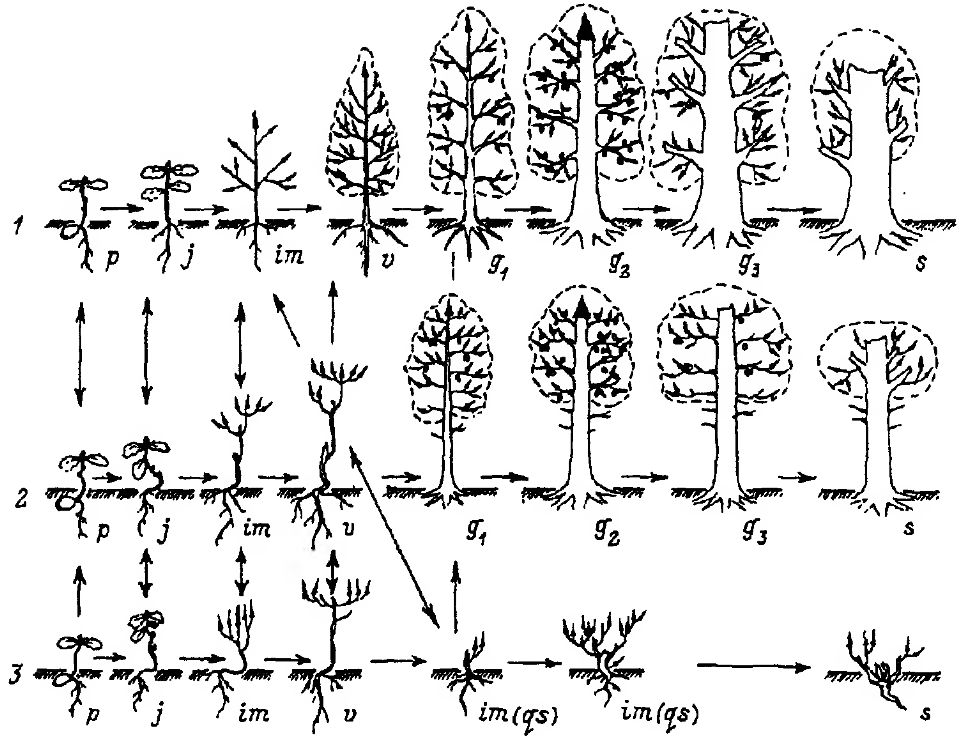


Fig. 1. Scheme of ontogeny of deciduous tree of different vitality.

Vitality: *1* — normal, *2* — subnormal, *3* — low. Arrows mark the transition between vitality levels. Ontogenetic stages: *p* — seedling, *j* — juvenile, *im* — immature, *v* — virginile, g_1 — young reproductive, g_2 — mature reproductive, g_3 — old reproductive, *qs* — quasisenile, *s* — senile plant.

Juvenile plant (*j*) usually demonstrates structural simplicity. It already loses the cotyledons, however it possesses some other embryonic structures. Juvenile tree has a small unbranched primary shoot bearing juvenile leaves or needles. Its root system consists of primary root and few lateral ones. Plant in this stage shows maximal shade tolerance.

Immature plant (*im*) demonstrates structural peculiarities which are transitional between juvenile and mature ones. A plant begins to ramify at this stage so its shoot system consists of branches of low order, though a definite crown shape is not formed yet. The leaves or needles display mature form and structure; the exceptions are the species with compound leaves. The root system includes either entire primary root or its residuals, lateral roots of second and higher orders and for some species adventitious roots.

Virginal plant (*v*) has mature features mainly. It is a young tree with distinct trunk and crown. The trunk is covered only with periderm, and branch order increases. Root system includes a taproot (or residuals of primary root), lateral roots of several orders, and adventitious roots. This plant does not produce seeds, but it has maximal annual increment of a leader shoot. Both monopodial and sympodial trees have a crown of elongated shape with distinct leader axis. This stage is a cardinal point of ontogeny, because the light demand increases sharply.

Young reproductive plant (g_1). It is similar to the adult tree. The reproductive structures apprear, the seeds are located within an upper part of crown, however the number of seeds is rather small. The tree growth in height is fast, but the branching order increases relative to trees of pre-reproductive period. The upper part of the trunk is covered with periderm while the lower one bears thin and smooth bark. Trees from *j* to g_1 ontogenetic stages show general strengthening of growth processes.

Mature reproductive plant (g_2) demonstrates the decrease of a rate of the vertical growth while the radial increment becomes maximal. The crown and root system also reach their maximal size and maximal branching order. The bark becomes more rough so it is clearly visible on the trunk. The seeds develop in both upper and middle parts of the crown; the number of seeds is maximal. Trees of g_2 stage show stabilization of all the parameters. The plant at this stage is the strongest one, but it shows some traits of aging. They are as follows: reducing of annual increment of lateral branches; ceasing of apical growth of few frame (skeletal) branches; opening of dormant buds and thus appearing of secondary crown; some anchor roots dying off.

Old reproductive plant (g_3) ceases the height growth, radial increment is very small. The size of both crown and root system decreases because many frame branches and anchor roots had died off. The secondary crown may in some cases replace the primary one. Tree biomass is still large due to the continuous increase of trunk diameter. The bark is rough and deeply fissured on both the trunk and frame branches. Seeds appear irregularly and their number varies.

Senile plant (*s*) has alive shoots in secondary crown only, and the leaves may be of the juvenile type. The upper parts of the crown and trunk are lost; the root system is destroyed. Seeds do not appear at all. Trees of g_3- and *s*-stages show suppressed growth.

Description of vitality levels

We have assumed that the vitality level could be changed at each ontogenetic stage if the conditions become unfavorable. Our own investigations and work of other authors (Ценопопуляции..., 1976, 1988; Смирнова и др., 1989; Махатков, 1991) confirm this assumption. Trees of all vitality levels were found in many natural forests. We distinguish three levels of vitality in most cases (fig. 1).

1st level. Normal vitality. It usually occurs in optimal conditions. Plant has maximal size, biomass, and life longevity relative to other trees at the same ontogenetic stage growing in other habitats. The tree of normal vitality grows and develops without delays, omissions and recurrences of ontogenetic stages. Size and biomass increments strongly correlate with calendar age till senile ontogenetic stage. Quantitative traits of vitality depend on geographical region.

2nd level. Subnormal vitality. A plant has smaller size and biomass compared with the normal one. Pre-reproductive period (*p*, *j*, *im*, *v*) is longer, reproductive (g_1, g_2, g_3) and post-reproductive (*s*) periods are shorter relative to a plant with normal vitality. The tree top may occasionally die off, so monopodial species become similar to sympodial ones. Residuals of dying tops are visible on the trunk.

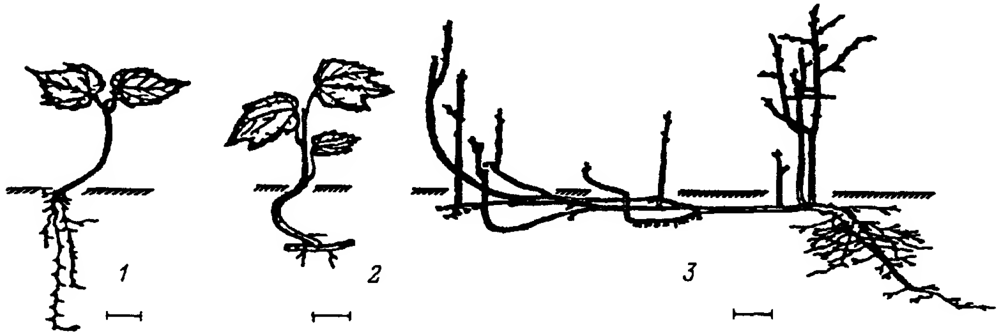


Fig. 2. Young trees of *Tilia cordata*.

1 — seed generation, *2* — vegetative generation, *3* — development of epigeogenic xylorhizomes. Bars: *1*, *2* — 1 cm; *3* — 20 cm.

3d level. Low vitality. A plant has minimal size and biomass, and it grows very slowly. Tree top frequently dies off, and a crown has many dead branches. Ontogeny of a tree may be incomplete because some ontogenetic stages are omitted or the latest stages are absent. The omission and recurrence of ontogenetic stages are connected with dying of aerial part of a tree. Restoration of trunk and crown takes place due to the shoots produced by dormant buds on the trunk bottom. Such a way of restoration is inherent to deciduous trees (fig. 2). Conifers cannot restore trunk and crown completely by means of dormant buds activation but they survive by elfin forms as well as deciduous trees. Size and biomass increments are not correlated with calendar age, this trait being specific for 2 and 3 levels of vitality. Moreover, trees may change their level of vitality several times during ontogeny.

Life forms and types of propagation

All ontogenetic peculiarities mentioned above also depend on propagation unit (seed or vegetative diaspore) giving rise to the tree, on type of propagation, presence vs. absence of vegetative offspring's and life forms. The new trees may arise either from vegetative diaspores or from seeds, but in both cases their development always starts from juvenile stage. Ontogeny of trees, arisen from different propagation units, differs only quantitatively, i. e. the limits of quantitative parameters may be different. Strength and life span of vegetative offspring's is determined by the type of diaspores; the latter may be dormant buds situated either on the trunk bottom or on xylorhizomes, and adventitious buds on roots. Type and diversity of diaspores depend on the life form of a plant. Special ontogenetic studies (Чистякова, 1979; 1988; Полтинкина, 1985; Буланая, 1985; Недосеко, 1993) show great diversity of life forms as well as pathways of their development for deciduous and coniferous trees (table 1).

«Monotrunk» (monocaulous) life form possesses only one trunk, its ontogeny starts from a seed. Occupation of a new place occurs also by seeds only. Compact «polytrunk» (polycaulous) life form has few trunks, but a parent tree arises from seed. The subsequent generations of trunks appear from dormant buds situated on the basal part of the parent trunk. The vegetative offspring's are of two types: first, possessing adventitious roots, and second, lacking them. The second type usually has shorter life span than the first one. Diffuse «polytrunk» life form develops just in the same way as compact «polytrunk» one but new trunks are distant from the parent tree. Vegetative offspring's appear either on hypogeogenic and epigeogenic xylorhizomes (stems) or on roots. Vegetative offspring's always have adventitious roots and are distant from the parent tree. Elfin form is very similar to the diffuse «polytrunk» one (xylorhizome variant), but consists of juvenile and immature ramets only.

Some peculiarities of ontogenesis on the example of the model species

Picea obovata Ledeb. It is the monopodial monotrunk tree, architectural model **Massart** (Halle et al., 1978), which propagates only by seeds. The modification of its habitus in the course of life history is shown on fig. 3. All ontogenetic stages for trees with normal vitality are shown except seedling stage, for trees with the low vitality only three ontogenetic stages are presented. The main feature of *Picea obovata* habitus (shared by *P. abies* and *Abies sibirica*) is the prevalence of the leader axis in the crown during all life history. The trees of the normal vitality have always a monopodial leader axis. As a rule, the decrease of vitality level leads to the tree top dying off, so the leader axis becomes sympodial.

The trees with subnormal and especially with low vitality are often devoid of the tree tops, so their annual terminal elongation is considerably reduced. These trees have a small height and they may probably die because of light deficiency. The crown shape changes from one ontogenetic stage to another, and these transformations seem to be similar for the individuals of all vitality levels. Initial shape of crown (immature plant) is widely

TABLE 1

Life forms and type of vegetative propagation of various tree species

N group	Species	Mono trunk	Polytrunk				Elfin
			Compact		Diffuse		
			aeroxylic	geoxylic	geoxylic		
			butt sprouting without adventitious roots	butt sprouting with adventitious roots	xylorhizome sprouting;	root sprouting;	xylorhizome sprouting;
1	*Pinus sylvestris* L.	+					
	Picea abies (L.) Karst	+					
	P. obovata Ledeb.	+					
	Betula pubescens Ehrh.	+					
	B. pendula Roth	+					
	Fagus sylvatica L.	+					
	Ouercus robur L.	+					
2	*Populus tremula* L.	+				+	
	Abies sibirica Ledeb.	+					+
	Acer pseudoplatanus L.	+	+	+			
	A. platanoides L.	+	+	+			
	Salix caprea L.	+	+	+			
3	*Sorbus aucuparia* L.	+	+	+	+		
	Fraxinus excelsior L.	+	+	+	+		
	Carpinus betulus L.	+	+	+	+		
	Alnus incana (L.) Moench	+	+	+	+		
	A. glutinosa (L.) Gaertn.	+	+	+	+	+	
4	*Ulmus laevis* Pall.	+	+	+	+	+	
	U. glabra Huds.	+	+	+	+	+	
5	*Acer campestre* L.	+	+	+	+		+
	Tilia cordata Mill.	+	+	+	+		+
	Padus avium Mill.	+	+	+	+		+

pyramidal or umbrella-like. The crown of mature tree is narrow pyramidal in the virginal stage, then it becomes cylindrical with very obtuse cone on the top when the tree reaches old reproductive stage. Crowns of mature trees are heterogeneous lengthwise and therefore may be subdivided into four parts. The first one is the top region which bear needles both on the leader axis and on all lateral branches. Branching order is up to 2—4. The second part of crown has only one kind of lateral shoots namely those appearing from buds lacking period of dormancy (buds of regular renewal). Needles occur on all branches except the trunk; branching order is 4—5. The third part of a crown is distinguished by the awaking of dormant buds on the frame branches. This process begins from basal part of branch and results in formation of secondary shoot system. As a result, frame branches have two types of shoots namely ones appearing from buds of regular renewal (primary shoots) and those produced by dormant buds (secondary shoots). Branching order of the first type shoots is 5—8. The secondary crown produces assimilatory surface significantly larger than the primary crown does (Gruber, 1988). The fourth part of the crown contains the frame branches with a few living shoots. The shoots are either primary or secondary. The ability to create the secondary crown allows the tree to grow and produce seeds for longer period of time. All parts of the crown may be clearly distinguished on the adult

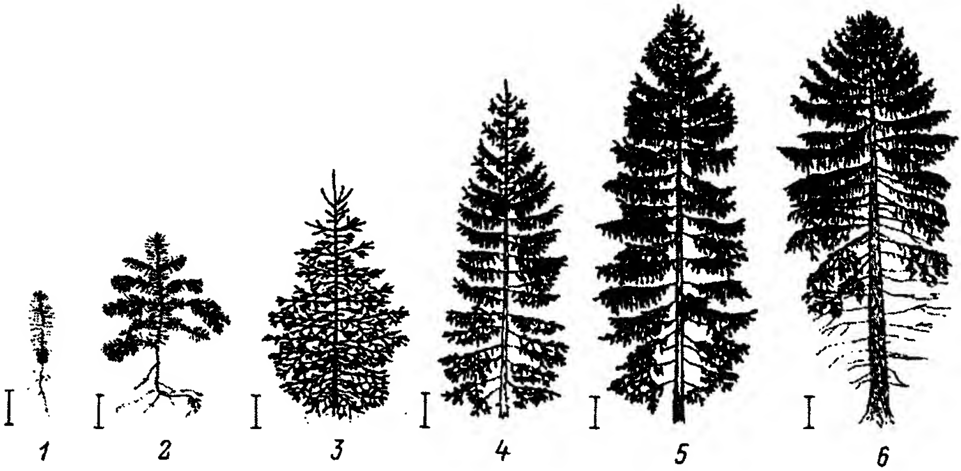


Fig. 3. Ontogeny of *Picea obovata* with normal vitality.

Ontogenetic stages: *1* — *j*, *2* — *im*, *3* — *v*, *4* — g_1, *5* — g_2, *6* — g_3 (see fig. 1). Bars: *1* — 2 cm, *2* — 5 cm, *3* — 50 cm, *4*—*6* — 2.5 m.

individuals (g_1, g_2). The younger trees have only the top and second parts of the crown. The elder trees have crown with very small top part and large extended third and fourth parts. The ratio between the overall tree height and the length of alive part of a crown is constant during the whole reproductive period due the appearance of secondary crown.

Due to that, the tree can effectively utilize the light, because the crown always possesses large lateral surface. Such construction of a crown allows *Picea obovata* to compete with deciduous trees which have more productive photosynthesis.

Tilia cordata Mill. is the sympodial tree, architectural model **Troll** (Halle et al., 1978), which propagates by seeds as well as by vegetative offspring's. This species differs from other trees by its great diversity of life forms, i. e., from the monotrunk tree to the elfin one. The ontogeny of monotrunk life form agrees with the general scheme of ontogeny as a rule, but this life form is rather rare variant in linden populations inhabiting natural forests. More frequently *T. cordata* shows compact or diffuse polytrunk life form in the favorable sites of community and elfin one in the highly shaded sites.

Polytrunk life form consists of numerous ramets (2 to 10 trunks) with different calendar age, ontogenetic stage and vitality. The life duration and developmental rates of these ramets mostly depend on the position of dormant buds producing them. First type of ramets arises from dormant bud situated on the basal part of a trunk, while the second

TABLE 2

Some ontogenetic parameters of *Tilia cordata*

Ontogenetic stage	Age, yr			Height, m			Annual growth increment, cm/yr		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
j	15	6	2	0.3	0.3	0.8	1.8	10.8	35.7
im	40	20	8	2.5	2.5	2.5	12.8	14.5	24.9
v	60	40	20	8.0	4.5	4.5	45.1	44.7	58.7
g_1	80	50	30	17.0	17.0	10.0	33.5	33.5	33.5
g_2	100	100	50	25.0	25.0	17.0	20.8	20.0	13.0
g_3	300	300	90	30.0	30.0	18.0	5.1	5.1	6.3

Note. 1 — seed generation; 2—3 — vegetative generation: 2 — diffuse geoxylic ramet, 3 — compact geoxylic ramet.

type originates from buds situated on the epigeogenic xylorhizome, and the third one appears on the hypogeogenic xylorhizome. The daughter trees are dispersed depending on xylorhizomes length, the latter varying from dozen centimeters to a few meters.

The epigeogenic xylorhizomes arise initially as aerial shoots on the youngest trees (ontogenetic stages *j* and *im*), these shoots later lying down and producing the adventitious roots. The hypogeogenic xylorhizomes are initially subterranean. These xylorhizomes are mainly shorter than the epigeogenic ones (fig. 2). Ontogenetic variations of trees of different origin are illustrated by the table 2. The ramets close to parental tree grow faster during pre-reproductive period than the ramets of other types, and they have also shorter life span and smaller size. The ramets remote from parental tree are very similar to the individuals originated from seeds, and their roles in community are identical. The diffuse polytrunk life form degrades to elfin one due to environmental stress (shading, over mastering, soil depletion), but it may be reversed to the original form when stress disappears.

All ontogenetic peculiarities mentioned above make *Tilia cordata* to be the permanent component of different forests, and give the species high resistance to various environmental changes.

Polyvariancy of ontogeny of the tree species

In this paper we consider polyvariancy of ontogeny using only a part of the studied parameters.

Diversity of the life forms. Some of the species investigated demonstrate only one life form while the other ones have few. The diversity of the life forms arises spontaneously without human impacts, fungal diseases, and animal damages. We studied 22 tree species within zones of the broad-leaved and mixed forests. Each species has its own set of the life forms. Table 2 shows the maximal life form diversity of species in all the areas investigated. However, some species may be presented by several life forms in the same community. The full list of species is subdivided in five groups.

The first group is the most uniform. It contains 7 species possessing only a form of monotrunk tree. The second group includes 5 species that have 2—3 life forms. Three species of this group demonstrate monotrunk form and two variants of compact polytrunk form. Two species demonstrate two life forms: *Populus tremula* may grow either as monotrunk or as diffuse polytrunk tree with root sprout, and *Abies sibirica* has either monotrunk or elfin form. Three other groups (3rd to 5th) are rather similar. They include species each possessing 4—5 variants of life forms. Species of the third group have all variants of the compact forms and only one variant of the diffuse form with xylorhizome sprouts. Species of the fourth group are similar to the these of the third group, but they represent full set of the compact and diffuse forms. Fifth group differs from the third one in the presence of elfin forms. An example is the diversity of the life forms in Tilieto-Nemoretum in the Central Russia, Penza Region (Чистякова, 1982) (fig. 4). It must be noted that the table 1 does not include life forms inherent in the borders of area.

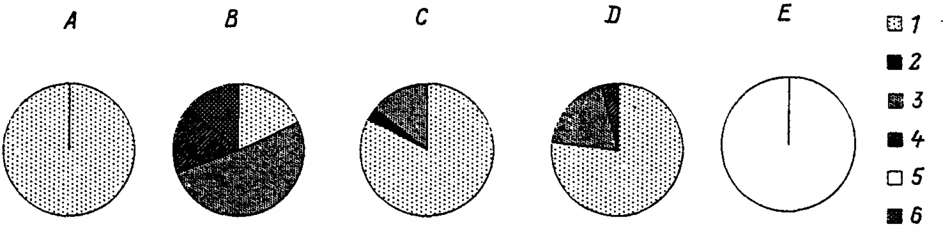


Fig. 4. Spectra of life forms of some tree species in Tileto-Nemoretum association (Penza region of the Central Russia).

Trees: *A* — *Quercus robur*, *B* — *Tilia cordata*, *C* — *Acer platanoides*, *D* — *Ulmus glabra*, *E* — *Populus tremula*. *1*—*6* — life forms: *1* — monotrunk, *2* — polytrunk compact aeroxylic butt sprouting without adventitious roots, *3* — polytrunk compact geoxylic butt sprouting with adventitious roots, *4* — polytrunk diffuse geoxylic xylorhizome sprouting, *5* — polytrunk diffuse geoxylic root sprouting, *6* — elfin xylorhizome sprouting.

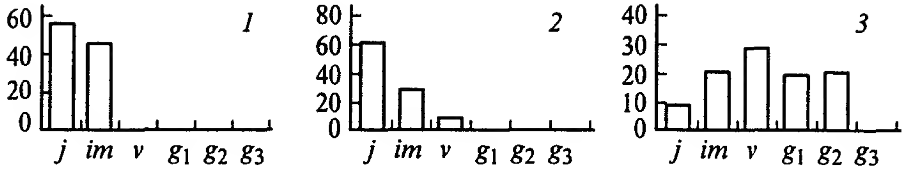


Fig. 5. Ontogenetic structure of genet of *Prunus avium* in Carpineto-Nemoretum (L'vov region of Ukraine).

1, *2* — in shade: *1* — without virginal plant; *2* — with virginal plant; *3* — in light. Axis: *x* — ontogenetic stages, *j*—g_3; *y* — number of ramet, %.

Diversity of life forms increases the ability of surviving in unfavorable conditions and provide the continuos flow of generations in community.

Diversity of the propagation types. Species belonging to each group of the life forms are similar in relation to the type (types) of propagation. Species of the first group (table 1) maintain their population by seeds only. The main characteristics of these trees are seed number and dispersal ability, because the population of the species may be stable if every generation could occupy new free sites in the community. In the second group, *Populus tremula* can occupy new sites both by the vegetative offspring's (root sprouts) and by seeds, but seeds germinate very rarely in natural forests. Species of all groups which possess compact life forms are quite similar to species of the first group by their selfmaintenance ability. However, these species may prolong the life span in the cases when vegetative offspring (basal sprouts) replace the parental trunk. The life span of ramet is longer if it has adventitious roots. Species with diffuse life forms have indefinitely long life span of a genet. The offspring's which appear both on xylorhizomes and on roots begin their ontogeny at *j* ontogenetic stage, and the life span of each daughter individual (ramet) is just the same as the trees arising from seeds. Unlike the compact forms, vegetative offspring's may be dispersed so far as they grow independently from parental tree.

In this way, temporal continuity and space dispersion of the genet allow these species to occupy favorable conditions or survive in unfavorable ones. We illustrate the development of the diffuse polytrunk form in light and shade habitats by the structure of *Padus avium* genet (fig. 5). Permanent appearance of juvenile and immature ramets allow the species to hold place in the community because these ramets are analogous to the

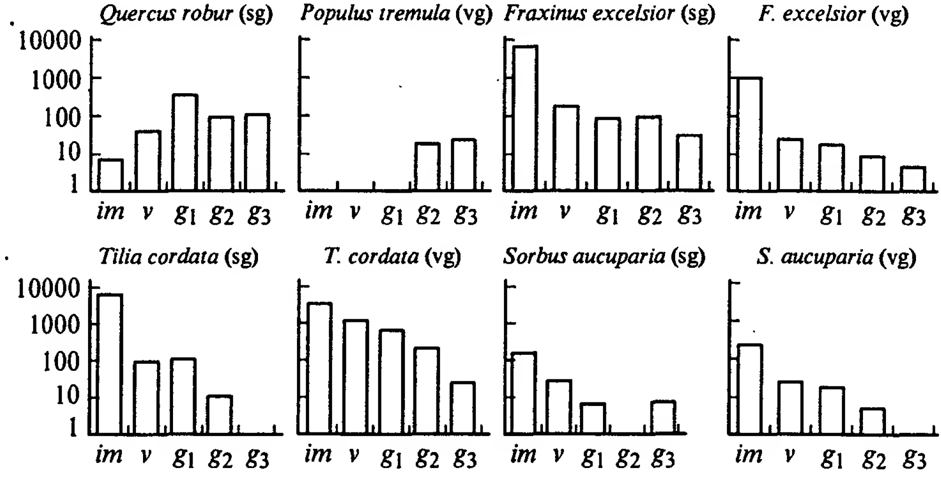


Fig. 6. Ontogenetic structure of tree species populations in Tilieto-Nemoretum association («Kaluzskiye zaseki» reserve of Central Russia).

sg — seed generation, *vg* — vegetative generation. Axis: *x* — ontogenetic stages, *j*—g_3; *y* — number of individuals.

seed bank. Species of the fifth group differ from the species of all other groups in their ability to make the elfin forms. Such forms appear only in stress conditions, i. e., in highly shaded sites of community. The daughter rooted trunks never reach reproductive stages if the light intensity is constantly low. If environmental conditions are changed locally some ramets raise up their vitality and thus have the opportunity to become reproductive and to produce seeds. When a genet gains reproductive ramets the elfin forms transform into diffuse xylorhizome forms. We can observe the different types of propagation in the same community (fig. 6).

Longevity and rate of development. Longevity of ontogenetic stage (or period) may be calculated as difference between maximal calendar age of two successive ontogenetic stages (or periods). The developmental rate is estimated by the longevity of every ontogenetic stage (period). According to these parameters all species studied were subdivided into four groups.

I group includes *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, and *Quercus robur*. This group is characterized by the maximal longevity of the reproductive stages as well as all life history (table 3). Maximal longevity of the life span of each generation provides these species the ability to hold the occupied area in the community for a long time. Large longevity of reproductive period often permits to occupy new sites, thus giving them the ability to maintain their populations in the community.

II group consists of *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Tilia cordata*, *Picea abies*, *P. obovata*. Total life span and reproductive period of these species are two times shorter if compared with the previous group. Consequently, the chances to give new generations and to maintain current positions in the community are decreased.

The III group includes *Abies sibirica*, *Acer campestre*, *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Padus avium*, *Populus tremula*, *Carpinus betulus*, *Ulmus glabra*, *U. laevis*. The life span of these species is three times shorter than that of the first group. The reproductive period begins in 10—20 years. Such short pre-reproductive period gives these species the advantages in occupying the new site.

The IV group includes *Alnus incana*, *A. glutinosa*, *Salix caprea*. Life longevity of the species is very short (60—80 years). Fructification begins at 5—10 yr., and even young trees can produce large amount of seeds. This ontogenetic feature allows these species to explore any free places in community earlier than the species of other groups can.

The above-mentioned quantitative traits connected with the life longevity and developmental rates were observed for trees of the normal vitality. Trees of the subnormal

TABLE 3

Duration of ontogeny in some tree species

Species	Longevity, years					
	prereproductive periods		reproductive periods		all ontogeny	
	1	2	1	2	1	2
Quercus robur	60	100	390	270	500	390
Fagus sylvatica	50	80	250	170	350	260
Tilia cordata	35	75	245	90	300	180
Pinus sylvestris	20	40	200	60	240	110
Picea obovata	40	60	200	90	240	150
Acer platanoides	30	40	170	90	220	170
Abies sibirica	30	60	90	40	130	90
Betula pendula	20	40	90	50	120	85
Padus avium	10	20	60	40	80	65
Alnus incana	10	15	50	30	65	50

Note. 1 — normal vitality, 2 — subnormal vitality

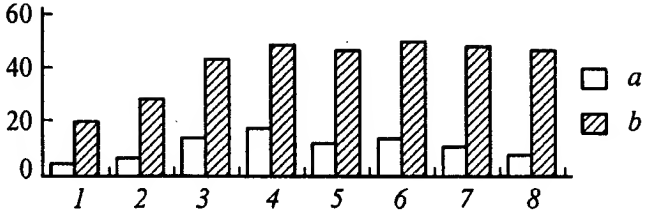


Fig. 7. Minimal (*a*) and maximal (*b*) longevity of immature stage for trees with low vitality in Carpineto-Nemoretum association («Kanev» reserve, Ukraine).

1 — Betula pendula; 2 — Quercus robur; 3 — Acer platanoides; 4 — Tilia cordata; 5 — Ulmus glabra; 6 — Acer campestre; 7 — Fraxinus excelsior; 8 — Carpinus betulus. Axis: *x* — species, *y* — years.

vitality have shorter life span and reproductive period (table 3). Therefore their overall seed productivity is lower as compared with the trees of normal vitality. However, the developmental rate of pre-reproductive subnormal individuals is two times slower than that of normal ones. So the young subnormal individuals may have favorable conditions for rather long time. It is possible because *j*, *im*, *v* individuals need only small portions of resources for survival. So they make up a kind of population buffer for withstanding unfavorable environmental and community conditions.

The trees with low vitality can survive under stressed conditions because of their minimal resource demand. The examples of immature stage duration for the individuals of low vitality growing in highly shaded habitats are shown in fig. 7. New site favorable light conditions allow these young trees of the low vitality to change their vitality level. Later they may turn into adult individuals. All samplings early had low vitality, now light supplement is reached and some individuals change up vitality even to normal level (Евстигнеев, 1991). The diversity of longevity and rate of development within multispecies community define the time heterogeneity of population mosaics. Each species in different ontogenetic stages exploit different portion of resources in different time; and together they use maximum of habitat resources. The variation of development rate allows the species to use existing condition diversity in unstable mosaic habitat.

Conclusion

The ontogenetic concept proposed by T. A. Работнов (1950), has been verified by the investigations of species of different life forms. Our study of tree species confirms the assumption that this concept is appropriate for the analysis of woody plant populations. The ontogenetic analysis of trees shows polyvariations of ontogenetic pathways if trees grow under diverse community and environmental conditions. Individuals within the same species can show different ontogenetic patterns even within the same community, due to their belonging to the different population mosaic elements occurring in the natural forests. The species show high individuality of ontogenetic behavior; it is clear especially in the heterogeneous natural forest community. Studying peculiarities of species ontogeny through its area allows to reveal spectrum of ontogenetic polyvariancy of every species. It determines potential of species. In concrete community only the part of these species abilities are realized. These results we take into account as a basis for forecast of behavior of species and their groups in permanent changing mosaic environment of natural community.

The research was supported by Russion Foundation of Fundamental Investigations (project 98-04-48329).

LITERATURE CITED

Буланая М. В. Онтоморфогенез черемухи обыкновенной (*Prunus padus* L.) // Экологические и популяционно-онтогенетические исследования растений / Под ред. А. В. Мичурина. Саратов, 1985. С. 98—105.

Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники / Под ред. О. В. Смирновой. М., 1989. 105 с.

Евстигнеев О. И. Отношение древесных растений к свету // Биол. науки. 1991. № 8. С. 20—29.

Заугольнова Л. Б. Возрастные состояния в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) // Проблемы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций / Под ред. А. А. Уранова. М., 1968. С. 81—102.

Махатков И. Д. Поливариантность онтогенеза *Abies sibirica* Ledeb. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 4. С. 79—89.

Недосеко О. И. Онтоморфогенез *Salix pentandra* L., *Salix caprea* L., *Salix cinerea* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1993. 16 с.

Полтинкина И. В. Онтогенез, численность и возрастной состав ценопопуляций клена полевого в широколиственных лесах европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90. Вып. 2. С. 79—88.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. 1950. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 6. С. 7—204.

Смирнова О. В., Чистякова А. А., Рипа С. И., Лысых Н. И. Популяционная организация буковых лесов Карпат // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 5. С. 78—91.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7—34.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Под ред. Т. И. Серебряковой. М., 1976. 216 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Под ред. Т. И. Серебряковой, Т. Г. Соколовой. М., 1988. 181 с.

Чистякова А. А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 1. С. 85—97.

Чистякова А. А. Биологические особенности вегетативного возобновления основных пород в широколиственных лесах // Лесоведение. 1982. № 2. С. 11—17.

Чистякова А. А. Жизненные формы и их спектры как показатели состояния вида в ценозе на примере широколиственных деревьев // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 6. С. 93—105.

Gatzuk L. E., Smirnova O. V., Vorontsova L. T. et al. Age state of plants of various growth forms: a review // J. Ecol. 1980. Vol. 68. N 4. P. 675—696.

Grubb P. J. Maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche // Biol. Rev. 1979. Vol. 52. N 1. P. 107—145.

Gruber F. Aufbau und Anpassungsfähigkeit der Krone von *Picea abies* (L.) Karst. Berlin, 1988. 329 p.

Halle F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and forest. An architectural analysis. Berlin, 1978. 441 p.

Harper J. L. Population biology of plants. London, 1977. 892 p.

Passeker F. Theorie der ontogenetischen Evolution und Alterung hölziger Gewächse // Bodekultur. 1977. Bd 28. H. 3. P. 277—295.

Rabotnov T. A. On coenopopulation of plant reproducing by seeds // Structure and functioning of plant populations / Ed by A. H. J. Freysen, J. W. Woldendorp. Amsterdam, 1978. P. 1—26.

The population structure of vegetation / Ed by J. White. Dodrecht; Boston, 1985. 369 p. (Handbook of vegetation science. Pt 3).

Центр по проблемам экологии
и продуктивиости лесов РАН
Москва
E-mail: smirnova@cepl.rssi.ru

Пензенский государственный
педагогический университет
им. В. Г. Белинского

Заповедник «Брянский лес»
Брянская обл., ст. Нерусса

Получено 14 VII 1998

РЕЗЮМЕ

С позиций концепции дискретного описания онтогенеза, предложенной Т. А. Работновым, проанализированы структура и развитие древесных растений. Обобщены многолетние исследования авторов и литературные данные по описанию онтогенеза 22 видов деревьев восточноевропейских лесов. Выявлены общие для всех видов индикаторные признаки онтогенетических состояний и охарактеризованы особенности развития деревьев на разных уровнях жизненности. Описана поливариантность онтогенеза: морфологическая (разнообразие жизненных форм и способов размножения) и по темпам развития. Выделены группы видов, различающихся по темпам развития, разнообразию жизненных форм и способов размножения.

УДК 581.526(470.23)

© Е. А. Волкова, О. В. Галанина, М. А. Макарова, В. Н. Храмцов

ОЧЕРК РАСТИТЕЛЬНОСТИ РАЙОНА ЛУЖСКОЙ ГУБЫ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

E. A. VOLKOVA, O. V. GALANINA, M. A. MAKAROVA, V. N. KHRAMTSOV. VEGETATION STUDY OF LUGA BAY AREA (LENINGRAD REGION)

Приведена подробная характеристика растительности юго-западной части Сойкинского п-ова и южного побережья Лужской губы (Кингисеппский р-н Ленинградской обл.), т. е. территории, где уже начато строительство Усть-Лужского морского порта. Дана оценка современного состояния растительного покрова, флористического и фитоценотического разнообразия этого региона, выявлены наиболее интересные и нуждающиеся в охране виды и растительные сообщества.

Ключевые слова: растительность, современное состояние, Ленинградская обл.

Строительство новых портов на побережье Финского залива будет способствовать развитию экономики Ленинградской обл. Однако в настоящее время в районах, прилегающих к побережью Финского залива, сложилась неблагополучная экологическая обстановка, а охраняемые территории, выполняющие роль буферных зон вдоль побережья, занимают незначительные площади.

Для целей рационального использования территорий застройки будущих портов и максимального сохранения биоразнообразия на прилегающих территориях необходимы детальные исследования природных комплексов таких регионов.

В районе строительства Усть-Лужского морского порта в 1997 г. были проведены комплексные исследования, в результате которых составлены детальные карты ландшафтов, растительности, животного мира этой территории. Такие карты послужат основой для проведения мониторинга природной среды. Составленная авторами этой статьи карта растительности позволила дать характеристику растительного покрова исследованного района и оценить его современное состояние.

Исследованный район охватывает юго-западную часть Сойкинского п-ова и территорию, прилегающую к южному берегу Лужской губы Финского залива (рис. 1). На западе он ограничен р. Лужицей, на юге — озером Леший, на севере — дер. Югантово, на востоке — условной линией, проходящей восточнее оз. Хабаловское. Общая площадь территории 60 км^2. По физико-географическому районированию исследованный район относится к Нижне-Лужскому ландшафту Балтийско-Ладожского округа южнотаежной подпровинции Северо-Западной ландшафтной области Русской равнины (Исаченко и др., 1965).

Коренными для данной территории являются верхнепротерозойские породы котлинского и гдовского горизонтов, состоящие большей частью из глин и песчаников мощностью свыше 100 м. Четвертичная толща представлена ледниковыми, водно-ледниковыми, морскими, озерными и болотными, эоловыми отложениями. Мощность четвертичных отложений составляет десятки—сотни метров.

Прибрежная полоса исследуемой территории представляет собой низкую (от 0 до 7 м) пологонаклонную террасу Литоринового моря. К литориновой террасе примыкает Сойкинская возвышенность, по склонам которой прослеживается несколько абразионных уступов (рис. 2). Параллельно береговой линии (над поверхностью морской террасы) возвышается «средняя» абрадированная моренная равнина с отмет-

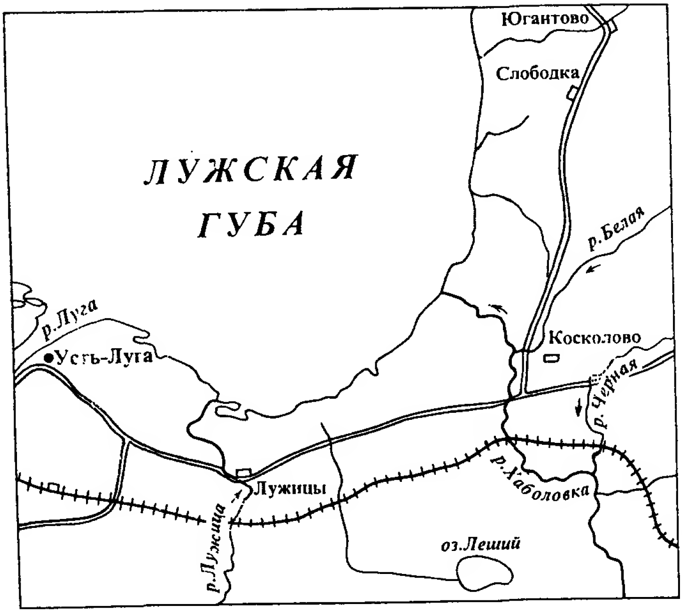


Рис. 1. Карта-схема района исследований.

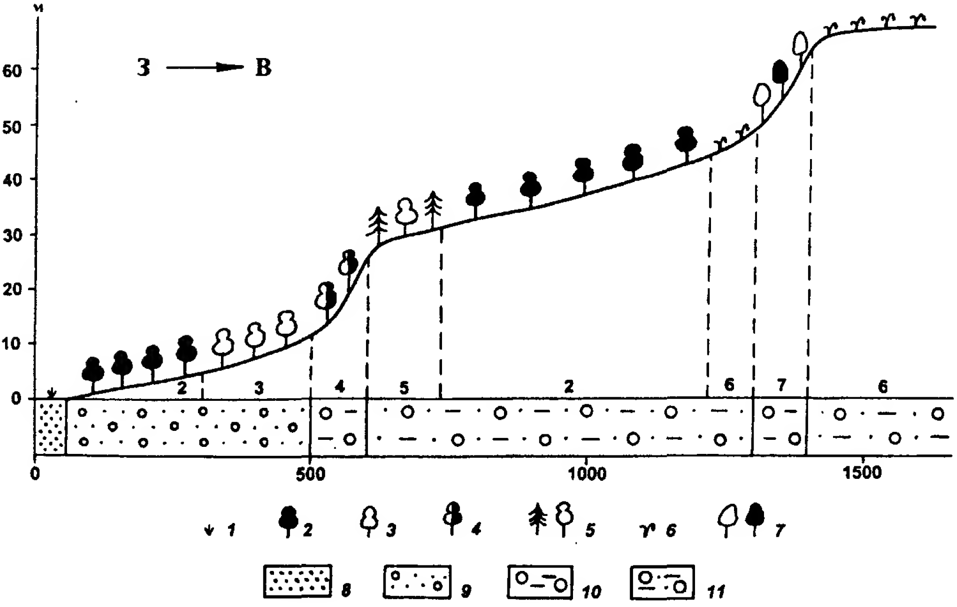


Рис. 2. Распределение растительности по профилю в западной части Сойкинского п-ова.

1 — литоральнолуговые и псаммофитноразнотравно-колосняковые сообщества; *2* — черноольшатники влажновысокотравные; *3* — березовые и черноольхово-березовые влажновысокотравные леса; *4* — осинники неморальнотравные; *5* — березово-еловые кислично-неморальнотравные леса; *6* — разнотравно-злаковые луга; *7* — мелколиственные с участием широколиственных пород кислично-неморальнотравные леса; *8* — песчаные пляжи; *9* — волнистые равнины, сложенные мелковалунно-галечными песками; *10* — крутые склоны на валунных суглинках; *11* — волнистые равнины на моренных валунных суглинках и супесях. По вертикальной оси — высота над ур. м., м; по горизонтальной оси — длина профиля, м.

ками высот 25—35 м над ур. м. Выше располагается слаборасчлененная волнистая моренная и водно-ледниковая равнина с абсолютными высотами от 40 до 90 м (максимальные отметки достигают 135 м). Южную часть территории (западнее р. Хаболовка) занимают комплексы древних береговых валов и межваловых понижений.

В пределах исследуемого района протекают две реки — Хаболовка (с притоками Черной и Белой) и Лужица. Все реки впадают в Лужскую губу Финского залива. Долина р. Хаболовки неглубокая и имеет трапециевидную форму. Река сильно меандрирует, что приводит к образованию большого количества стариц. Реки Белая и Черная берут свое начало на моренной возвышенности. В летнее время они сильно мелеют и имеют вид небольших ручьев. В южной части территории располагается болотный массив, в центре которого находится озеро Леший (площадь 0.375 км^2). Сток из озера осуществляется через канаву, впадающую в р. Хаболовку.

По нашим данным, флора высших сосудистых растений исследуемого участка насчитывает 522 вида, 273 рода и 93 семейства, в том числе 17 древесных, 16 кустарниковых видов и 489 видов трав и кустарничков.

Наибольшим числом видов здесь представлены группы лесных и луговых мезофитов и мезогигрофитов. Для флоры района характерно участие неморального разнотравья (дубравные виды), а также лесных и луговых ксеромезофитов. Довольно большую роль играют гигрофитные виды, образующие сообщества, тянущиеся полосой вдоль побережья Финского залива, а также встречающиеся в мелких водоемах прибрежной части залива. Вдоль дорог и у поселков, на сенокосных лугах достаточно много сорных видов. На этих же местообитаниях встречаются заносные и культурные виды, но они немногочисленны.

В пределах изучаемой территории нами совместно с Н. Н. Цвелевым были найдены редкие и охраняемые виды растений. Один вид занесен в «Красную книгу РСФСР» (1988) — *Dactylorhiza longifolia* (L. Neum.) Aver.,[1] группа видов занесена в проектируемый список для Красной книги Ленинградской обл. (устное сообщение Н. Н. Цвелева): *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Dentaria bulbifera* L., *Nymphaea alba* L., *Drosera intermedia* Hayne, *Helictotrichon pratense* (L.) Bess., *Juncus stygius* L., *Isatis tinctoria* L., *Hottonia palustris* L., *Tillaea aquatica* L. К охраняемым видам в пределах Ленинградской обл. относятся также *Corallorhiza trifida* Chatel., *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó, *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze, *Listera cordata* (L.) R. Br., *L. ovata* (L.) R. Br., *Platanthera chlorantha* (L.) L. C. Rich. и *Senecio paludosus* L. Кроме того, был найден прибалтийский эндемик *Alisma juzepczukii* Tzvel. Некоторые из найденных видов находятся на границе своего ареала: *Drosera intermedia*, *Carex rhyzina* (Kuk.) Blytt ex V. Krecz. — на северной; *Helictotrichon pratense*, *Nymphaea alba* — на северо-восточной; *Juncus stygius* — близ южной.

На исследованных болотах собраны редкие в Ленинградской обл. виды сфагновых мхов: *Sphagnum denticulatum* Brid.,[2] *S. palustre* L., *S. pulchrum* (Lindb. ex Braithw.) Warnst. Первые 2 вида находятся здесь на восточной границе своего ареала, *S. pulchrum* не отмечен западнее, в странах Балтии.

Растительность исследуемой территории чрезвычайно разнообразна, что связано как с природными особенностями, так и с антропогенной нарушенностью территории. Прослеживаются четкие закономерности между типами лесных сообществ и ландшафтными выделами. Так, еловые леса и их производные елово-мелколиственные леса приурочены к волнистым равнинам на моренных валунных суглинках и супесях. На песчаных безвалунных волнистых равнинах встречаются сухие типы сосновых лесов. Для невысоких гряд, сложенных безвалунными песками и чередующихся с понижениями с маломощным торфом, характерны сочетания сосновых лесов и болот различного генезиса.

---

[1] Латинские названия высших сосудистых растеиий приведены по сводке С. К. Черепанова (1995).

[2] Латинские названия низших растений приведены по сводке Игнатова М. С., Афонииой О. М. (1992).

Соотношение площадей, занимаемых различными типами растительных сообществ

Типы растительных сообществ	Доля площадей типов сообществ от общей площади ключевого участка, %
Леса	**62.2**
Хвойные и мелколиственно-хвойные	*40.7*
Еловые	11.6
Сосновые	22.0
Сосново-еловые	7.1
Мелколиственные	*16.2*
Березовые	9.3
Осиновые	0.6
Сероольховые	4.6
Смешанного состава	1.7
Широколиственные	*4.2*
Липовые, ясеневые, смешанного состава	0.1
Черноольховые	4.1
Мелколесья и кустарниковые заросли	*1.1*
Луговая растительность	**18.8**
Болотная растительность	**14.0**
Верховые болота	5.4
Переходные болота	7.3
Низинные болота	1.3
Литоральная растительность	**1.2**
Пустошная растительность	**1.5**
Посадки сосны и ели	**2.3**

Растительный покров побережья Финского залива испытывал и продолжает испытывать в настоящее время многочисленные антропогенные воздействия. Среди прямодействующих факторов можно отметить следующие: строительство причальных сооружений и дорог, сплошные рубки, лесные пожары, сенокошение и выпас, выборочные рубки и подсечка леса, осушительная мелиорация, рекреационные нагрузки. Кроме того, изменения в растительном покрове происходят под воздействием различных процессов, обусловленных деятельностью человека, т. е. опосредованно. Это естественное зарастание бывших сельскохозяйственных угодий и вырубок, зарастание побережий под влиянием евтрофикации, заболачивание вырубок, подтопление вдоль дорог и просек.

Антропогенные изменения проявляются в растительном покрове по-разному в зависимости от степени воздействия: через смену флористических и структурно-ценотических черт растительных сообществ, через замену коренных сообществ производными или через полное их разрушение и замену агроценозами и селитебными комплексами.

При изучении растительности района Лужской губы особое внимание уделялось оценке состояния или степени нарушенности растительного покрова. Для этого нами разработана балльная шкала оценки состояния растительности, в которой выделены 4 категории: 1) слабонарушенная растительность, к которой отнесены коренные еловые и сосновые леса, длительно-производные сосновые леса, а также болотная и литоральная растительность; 2) средненарушенная растительность, включающая в себя кратковременно-производные лесные сообщества с явными признаками восстановительных процессов, а также луговые и болотные растительные сообщества с некоторыми изменениями в их видовом составе; 3) сильнонарушенная растительность, включающая в себя вторичную лесную растительность без признаков восстановления, луговую растительность, поддерживаемую в постоянном режиме использования, осушенные болота и др.; 4) полностью уничтоженная растительность.

В целом состояние растительного покрова изученного района можно характеризовать следующим образом: 3—4 % территории занято застройкой, где полностью уничтожена естественная растительность; площади с сильнонарушенным растительным покровом составляют чуть более 20 %, со средненарушенным покровом — 45 %; хорошо сохранившаяся растительность (преимущественно болотная) занимает около 20 % исследованной территории.

Исследуемая территория расположена в подзоне южной тайги и в системе геоботанического районирования относится к Прибалтийско-Ленинградскому округу Северодвинско-Верхнеднепровской подпровинции Североевропейской таежной провинции (Геоботаническое..., 1989).

На основе составленной крупномасштабной геоботанической карты исследуемой территории был проведен площадной анализ типов растительных сообществ (см. таблицу).

Еловые леса

Еловые леса сохранились преимущественно на небольших участках волнистых равнин, сложенных моренными суглинками. В этом районе встречаются как среднетаежные, так и южнотаежные типы ельников, характерные для Ленинградской обл. (Ниценко, 1960а; Василевич, 1983), причем последние преобладают. Среди среднетаежных наиболее распространены ельники чернично-зеленомошные, а также их производные осиново-еловые и березово-еловые чернично-зеленомошные леса. В древостое помимо ели обычна небольшая примесь сосны и мелколиственных пород. Сомкнутость древесного яруса в таких типах ельников достигает 0.5—0.6, средняя высота 20—22 м, господствующий класс бонитета II—III. Подлесок развит слабо, в небольшом обилии встречаются *Sorbus aucuparia*, *Frangula alnus*. В травяно-кустарничковом ярусе господствует черника, в небольшом количестве присутствует таежное мелкотравье (*Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*), обычна брусника. Зеленые мхи (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum polysetum* Sw., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp.) покрывают 60—80 % поверхности почвы.

К этому типу еловых лесов близки ельники травяно-черничные, в которых активную роль в травяно-кустарничковом ярусе играют *Solidago virgaurea*, *Rubus saxatilis*, *Melampyrum pratense*, *Calamagrostis arundinacea*. На исследованной территории наиболее характерны производные елово-мелколиственные леса с травяным покровом. Обычно это массивы, подвергавшиеся выборочным и сплошным рубкам.

В нижних частях склонов и на плоских равнинах низкого уровня, где затруднен сток и повышается уровень грунтовых вод, распространены ельники сфагновые. Это низкобонитетные леса бедного состава. В древостое кроме ели присутствуют береза, осина, иногда черная ольха. По травяно-кустарничковому ярусу выделяются 2 ассоциации: ельники чернично-сфагновые и травяно-сфагновые. Доминирующие виды сфагнов — *Sphagnum girgensohnii*, *S. squarrosum*; обычно присутствуют *Polytrichum commune* и в небольшом обилии зеленые мхи. В травяно-сфагновых ельниках доминируют *Equisetum sylvaticum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Oxalis acetosella*.

Южнотаежным ельникам свойственно преобладание в покрове травянистых видов над кустарничками. Среди травянистых видов заметно участие неморалов. Моховой ярус фрагментарный, в нем часто большую роль играет *Rhytidiadelphus triquetrus*. В подлеске обычно присутствует лещина *Corylus avellana*. Наиболее характерная ассоциация в группе травяных ельников — ельники кисличники. Древостой таких лесов обычно двухъярусный, сомкнутость крон 0.6—0.7. Средняя высота ели в I ярусе

24—25 м, преобладающий класс бонитета II. В подлеске помимо лещины присутствуют *Lonicera xylosteum*, *Ribes spicatum*. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует кислица, кроме того, характерны *Maianthemum bifolium*, *Rubus saxatilis*, а также неморальные виды: *Anemonoides nemorosa*, *Hepatica nobilis*, *Paris quadrifolia*, *Stellaria holostea*.

На более увлажненных почвах встречаются ельники папоротниковые, представленные 2 типами сообществ. Первый — ельники мохово-кислично-папоротниковые. В древесном ярусе присутствует черная ольха, в подлеске — лещина. Доминанты травяно-кустарничкового яруса — *Dryopteris carthusiana*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Athyrium filix-femina*, *Oxalis acetosella*, также участвуют неморальные виды: *Viola mirabilis*, *Impatiens noli-tangere*, *Stellaria nemorum*. Покрытие мхами составляет 50 %, преобладают виды родов *Mnium*, *Calliergon* и *Rhytidiadelphus triquetrus*.

Другой тип — еловые и березово-еловые влажновысокотравно-папоротниковые леса. Как и в предыдущем типе, в составе древостоя участвует черная ольха, в подлеске — лещина. В травяном покрове преобладают папоротники *Athyrium filix-femina* и *Dryopteris expansa*, а также *Equisetum sylvaticum*, *Crepis paludosa*, *Filipendula ulmaria*.

В наиболее благоприятных местообитаниях повышенных равнин и дренированных склонов встречаются так называемые сложные ельники, в составе древостоя которых участвуют широколиственные виды (липа, дуб). Обычно I ярус образован елью высотой 25—26 м, во II ярусе кроме ели чаще всего из широколиственных присутствует липа *Tilia cordata*, реже дуб *Quercus robur* высотой 15—16 м. Хорошо развит подлесок, помимо *Corylus avellana* в нем обильны *Lonicera xylosteum*, *Ribes alpinum*, встречаются *Daphne mezereum*, *Viburnum opulus*. Покров таких ельников чаще всего кислично-неморальнотравный (*Lathyrus vernus*, *Hepatica nobilis*, *Galeobdolon luteum*, *Anemonoides nemorosa*). Сложные ельники сохранились на небольшой территории, значительно бóльшие площади занимают их производные березово- и осиново-еловые леса со сходным покровом (рис. 2, *5*). Участие широколиственных пород в древесном ярусе таких лесов значительно меньше, чем в ельниках.

Елово-сосновые и сосново-еловые леса

Эти типы лесных сообществ выделены самостоятельно. В них включены спелые хвойные леса, в которых соотношение ели и сосны примерно равное. Обычно обе породы слагают как I, так и II древесные яруса, в подросте чаще больше ели. Сосново-еловые и елово-сосновые леса являются устойчивыми длительнопроизводными лесами на месте еловых, подвергавшихся, видимо, частым повторным антропогенным нарушениям (особенно пожарам), где восстановительные процессы постоянно прерывались. Интересно отметить, что все эти леса связаны с более легкими почвами, чем производные мелколиственно-еловые леса, в которых идут явные восстановительные процессы. Например, значительные площади заняты сосново-еловыми чернично-зеленомошными лесами на песчаных безвалунных террасированных равнинах и на волнистых равнинах, сложенных мелковалунно-галечными песками. Более влажные типы со сфагновым покровом связаны с низкими песчаными и супесчаными заболоченными равнинами.

Типология этих лесов сходна с типологией ельников, выделяются помимо чернично-зеленомошных и чернично-сфагновых также чернично-мелкотравные с участием неморальных видов и кислично-неморальнотравные леса. По ярусной структуре и по флористическому составу эти типы леса очень близки к еловым.

Сосновые леса

Особенностью сосновых лесов, как известно, является их приуроченность к легким по механическому составу субстратам и флористическая бедность. В данном районе представлены почти все типы сосняков, приводимые многими авторами для

Ленинградской обл. (кроме южноборовых). Наиболее распространены на обследованной территории сосняки зеленомошные, приуроченные к песчаным и мелковалунно-галечным равнинам и представленные несколькими ассоциациями. Прежде всего это сосняки чернично-зеленомошные, выделяемые как Pinetum myrtillosum в группе ассоциаций Pineta hylocomiosa (Ниценко, 1960б; Дмитриева, 1973; Самбук, 1986б). В древостое преимущественно сосна. Средняя высота деревьев 20 м, диаметр ствола 28 см. В подросте обильна ель. Среди кустарников довольно часто встречаются *Juniperus communis*, *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia*. В травяно-кустарничковом ярусе преобладает черника, помимо нее брусника и виды бореального разнотравья (*Luzula pilosa*, *Trientalis europaea*, *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis arundinacea*). Моховой покров представлен преимущественно *Pleurozium schreberi* (80—90 %).

Другой тип — сосняки кустарничково-зеленомошные и мелкотравно-кустарничково-зеленомошные. В таких сосняках не всегда наблюдается возобновление ели, и часто они являются устойчивыми длительно-производными сообществами. Чаще всего это леса III—IV классов бонитета, среднесомкнутые (при выборочных рубках разреженные), средняя высота древостоев 20—22 м. Древесный ярус образован сосной, иногда с небольшой примесью березы. Подлесок обычно не выражен. Кустарничковый ярус развит хорошо, в нем доминируют *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Calluna vulgaris*, реже встречаются *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*. Разнотравье представлено бореальными видами: *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Melampyrum pratense*, *Luzula pilosa*. Зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*) часто образуют сплошной моховой покров. В растительном покрове также представлены послепожарные стадии восстановления зеленомошных сосняков: вересково-долгомошные, зеленомошно-марьянниково-вересковые и марьянниково-зеленомошные.

В плоских депрессиях в условиях застойного увлажнения развиваются сосняки сфагновые. Среди этой группы наиболее распространены сосняки болотнокустарничково-сфагновые. Это преимущественно коренные сообщества. Сосна формирует обычно среднесомкнутые древостои высотой 15—18 м, иногда такие сообщества образуются низкорослой формой сосны (высота 8—10 м). В кустарниковом ярусе заболоченных сосняков часто можно встретить *Salix aurita*, *Frangula alnus*, иногда *Juniperus communis*. Травяно-кустарничковый ярус представлен *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Calluna vulgaris*, *Empetrum nigrum*, *Eriophorum vaginatum*. Среди видов сфагнума доминируют *Sphagnum girgensohnii* и *S. magellanicum*. Описанные нами ассоциации выделялись ранее как Pinetum fruticoso-sphagnosum (Дмитриева, 1973), сосняк сфагновый (Самбук, 1991).

На супесчаных равнинах с торфянисто-подзолистыми глеевыми почвами встречаются сосняки чернично-сфагновые («сырочерничники», по: Ниценко, 1960б). Эти сообщества в основном формируются на месте ельников с подобным напочвенным покровом. Сомкнутость древостоя 0.2—0.3, средняя высота 18—20 м, диаметр ствола 30 см. В древостое есть примесь березы и осины, в подросте ель и береза, встречаются также рябина, осина. В кустарниковом ярусе отмечаются *Juniperus communis* и *Salix aurita*. В травяно-кустарничковом ярусе обильна черника. В моховом покрове преобладает *Sphagnum girgensohnii*.

Около озера Леший среди болотного массива на минеральном острове описаны березово-сосновые с черной ольхой травяно-сфагновые леса на торфянистой почве (мощность торфа 30 см). В литературе подобные леса именуются Pinetum herboso-sphagnosum (Рысин, 1975), P. menyanthoso-sphagnosum (Самбук, 1991). Средняя высота древостоя 14—17 м, диаметр 12—18 см. Отмечается подрост березы, черной ольхи. Среди кустарников — *Salix phylicifolia*, *S. aurita*. Травяный ярус из *Equisetum sylvaticum*, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Lysimachia vulgaris*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Calamagrostis canescens*, *Viola palustris*. Моховой покров образуют *Sphagnum girgensohnii*, в меньшей степени *S. angustifolium* и *S. squarrosum*.

Значительно реже на исследуемой территории встречаются сосняки лишайниковые (Василевич, 1961; Рысин, 1975; Самбук, 1986б, и др.). Среди них представлены в основном послепожарные сосновые молодняки вересково-лишайниковые, приуроченные к песчаным террасированным равнинам. Древостои чисто сосновые, сомкнутость 0.2—0.3, высота 10—14 м. Подрост представлен сосной, единично встречается береза. В травяно-кустарничковом ярусе преобладает *Calluna vulgaris*. Помимо вереска встречаются *Arctostaphylos uva-ursi*, *Festuca ovina*, *F. rubra*, *Avenella flexuosa*. В мохово-лишайниковом покрове (проективное покрытие 60—70 %) — *Cladonia alpestris*, *C. arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cetraria islandica*, *Polytrichum piliferum*.

На песчаных дюнах и грядах встречаются сосняки кустарничково-зеленомошно-лишайниковые, в которых доминируют *Vaccinium vitis-idaea*, *Calluna vulgaris*, *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cetraria islandica*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*.

Вторичными типами сосняков, возникших на месте ельников, являются сосняки травяные. На данной территории из этой группы распространены вейниковые и чернично-вейниковые сосняки, обычно довольно разреженные за счет современных выборочных рубок. В составе древостоя всегда присутствует береза, иногда ель. Ель часто обильна в подросте. В подлеске характерен можжевельник, также крушина. Травяно-кустарничковый ярус образован *Calamagrostis arundinacea*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Melampyrum pratense*, *Convallaria majalis*, *Pteridium aquilinum*. Вследствие значительного развития травяно-кустарничкового яруса моховой покров практически отсутствует.

Другая ассоциация из этой группы — сосняки мелкотравные, в которую мы включали сообщества с доминированием в травяно-кустарничковом ярусе видов бореального разнотравья: *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Oxalis acetosella*, *Melampyrum pratense*, *Orthilia secunda*, *Avenella flexuosa*.

В группе травяных сосняков мы рассматриваем интересные сообщества коренных сосновых лесов с покровом из *Festuca ovina*, произрастающих на песчаных пляжах побережья Финского залива. Это довольно разреженные сосняки (сомкнутость крон 0.2—0.3). Высота деревьев 8—15 м, диаметр 22—27 см (до 63 см). В подлеске обычен можжевельник, также встречаются ива козья, крушина, рябина. В покрове помимо овсяницы характерны *Avenella flexuosa*, *Artemisia campestris*, *Sedum acre*. Такие сосняки обычно чередуются с псаммофитными сообществами, образованными *Leymus arenarius*.

Нами также описан наиболее редкий для данного района тип сосновых лесов — сосняки с дубом неморальнотравные. Такие типы чаще всего относят к подтаежным сложным соснякам (Растительность..., 1980). В древостое таких сосняков участвует дуб, в подросте — *Acer platanoides*, в подлеске — *Corylus avellana*, *Ribes rubrum*. В травяно-кустарничковом ярусе насчитывается большое число неморальных видов: *Stellaria holostea*, *Poa nemoralis*, *Anemonoides nemorosa*, *Actaea spicata*, *Vicia sylvatica*. Также встречаются *Convallaria majalis*, *Rubus saxatilis*, *Melampyrum sylvaticum*, *Melica nutans*.

Мелколиственные леса занимают значительные площади в исследованном районе. Это производные сообщества в основном на месте ельников, реже сосняков и широколиственных лесов. В исследованном районе бóльшая часть сообществ мелколиственных лесов является устойчивыми длительно-производными сообществами, в которых практически отсутствуют признаки восстановления хвойных пород. Причины устойчивого существования мелколиственных лесов связаны со значительными изменениями местообитаний в процессе их развития (например, появление сомкнутого травяного покрова и дернового почвенного горизонта), а также с недостаточным заносом семян, что препятствует процессу возобновления хвойных пород.

Березовые леса

Наиболее распространены и разнообразны по составу березовые леса, образованные *Betula pendula*, *B. pubescens* или смешанными древостоями из этих двух видов.

На дренируемых супесчаных волнистых равнинах часто встречаются березняки травяные, сходные с олуговелыми мезофильными березняками по типологии А. А. Ниценко (1972) и В. И. Василевича (1996). Это леса паркового типа, в древостое которых кроме березы в небольшой примеси иногда участвуют сосна, осина, серая ольха. Сомкнутость достигает 0.5—0.6. Ель встречается лишь единично в подросте, но часто на довольно большой территории трудно найти хоть один экземпляр ели. Древостои таких березняков чаще всего одноярусные, высота деревьев достигает 18—20 м, иногда прослеживается II ярус с деревьями высотой 12—14 м. Подлесок, состоящий из *Frangula alnus* и *Sorbus aucuparia*, крайне разрежен. Травяной покров таких березняков обычно сомкнут, и часто его проективное покрытие достигает 90 %. Характерные виды таких сообществ — *Melampyrum nemorosum*, *M. pratense*, *Angelica sylvestris*, *Rubus saxatilis*, *Fragaria vesca*, *Deschampsia cespitosa*, *Veronica chamaedrys*, *Equisetum sylvaticum*. Моховой покров не развит.

В сходных местообитаниях встречаются более богатые березняки с подлеском из широколиственных пород и с участием неморальных видов в травяном покрове. Ниценко (1972) в своей типологии относит такие типы к мезофильным березнякам богатых почв, Василевич (1996) называет их березняками сложными. Древесный ярус в таких березняках сходен с предыдущим типом, отличием является довольно хорошо развитый подлесок из *Tilia cordata* и *Corylus avellana*. В травяном покрове помимо перечисленных выше видов активно участвуют *Anemonoides nemorosa*, *Aegopodium podagraria*, *Hepatica nobilis*, *Stellaria holostea*, *Galeobdolon luteum*.

Травяные березняки встречаются также в долине р. Хаболовки. Они отличаются от предыдущих большой неоднородностью древесного яруса и мозаичным травяным покровом. В древостое преобладает береза, но участвуют также черная ольха, сосна, ель, иногда дуб. В травяном покрове чередуются орляковые (*Pteridium aquilinum*), вейниковые (*Calamagrostis arundinacea*, *C. canescens*), травяные (*Melampyrum pratense*, *Convallaria majalis*, *Potentilla erecta*) синузии.

На плоских песчаных и супесчаных равнинах низких уровней с маломощным торфом встречаются березняки влажновысокотравные (гигрофитные, по: Ниценко, 1972; таволговые, по: Василевич, 1996). Очень часто в древостое таких березняков участвует черная ольха, реже серая ольха, единично встречается ель. В подлеске помимо *Frangula alnus* характерны ивы *Salix cinerea*, *S. phylicifolia*. Из влаголюбивых видов травяного яруса характерны *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Angelica sylvestris*, *Lysimachia vulgaris*. В более влажных местообитаниях прибавляются *Thyselium palustre*, *Galium palustre*, *Viola palustris*, *Menyanthes trifoliata* и др.

На наиболее низких участках с застойным увлажнением, часто вдоль берегов рек, а также на заболачиваемых вырубках встречаются березняки сфагновые. Обычно они образованы *Betula pubescens*, иногда в древостое присутствует сосна, в подросте — ель. В подлеске характерна *Salix aurita*. Травяно-моховой ярус различен в зависимости от степени увлажнения и трофности субстрата. Встречаются кустарничково(*Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*)-сфагновые, вейниково(*Calamagrostis canescens*)-сфагновые, хвощево(*Equisetum sylvaticum*)-сфагновые березняки. В моховом ярусе доминирует *Sphagnum girgensohnii*, довольно обилен *Polytrichum commune*, также обычно присутствуют *Calliergon* sp., *Mnium* sp.

Осиновые леса

Осинники занимают небольшие площади и приурочены исключительно к хорошо дренированным равнинам или склонам, сложенным валунными суглинками. На исследованной территории они представлены единственным типом неморальнотравных осинников (Бибикова, 1998) или осинников с дубравным покровом (Ипатов, 1960). На крутых склонах террасированных равнин вдоль восточного побережья Лужской губы осинники, вероятно, возникли на месте широколиственных лесов (здесь в сходных условиях встречаются участки широколиственного леса). На волнистых моренных равнинах осинники, видимо, произрастают на месте сведенных богатых еловых лесов с широколиственным подлеском и неморальнотравным покровом.

Древостой осинников обычно довольно разрежен, сомкнутость его 0.4—0.5. Кроме осины, достигающей высоты 23—24 м и диаметра ствола около 30 см, в древостое часто присутствует береза, а во II ярусе — небольшая примесь ели. В осинниках всегда довольно богатый подлесок из *Corylus avellana*, *Frangula alnus*, *Padus avium*, *Viburnum opulus*, *Ribes alpinum*. В травяном покрове преобладают неморальные виды: *Anemonoides nemorosa*, *Aegopodium podagraria*, *Pulmonaria obscura*, *Galeobdolon luteum*, *Hepatica nobilis*, *Ranunculus cassubicus*. Довольно обильны также *Rubus saxatilis* и *Oxalis acetosella*. Моховой покров слабо развит, его покрытие обычно составляет 5—10 %, наиболее характерны *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Dicranum polysetum*, *Mnium* sp.

Мелколиственные леса смешанного состава

Довольно часто встречаются мелколиственные леса, в которых примерно в равном обилии участвуют несколько видов деревьев. На месте бывших угодий произрастают леса из березы и серой ольхи с небольшой примесью осины, иногда сосны. В покрове часто преобладает щучка (*Deschampsia cespitosa*). В более увлажненных местообитаниях можно встретить леса из березы, черной и серой ольхи, осины с влажно-высокотравным покровом из *Filipendula ulmaria*, *Crepis paludosa*, *Athyrium filix-femina*.

Наиболее богатые мелколиственные леса встречаются на крутых склонах, где они замещают когда-то произраставшие здесь широколиственные (рис. 2, 7). В древесном ярусе таких лесов преобладают рябина (до 20—22 м выс.), осина, береза, серая ольха, а также есть примесь широколиственных пород: *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur*. В подлеске обильны *Padus avium*, *Corylus avellana*, *Lonicera xylosteum*. Травяной покров сложен *Stellaria holostea*, *Aegopodium podagraria*, *Actea spicata*, *Oxalis acetosella*, довольно много папоротников: *Dryopteris expansa*, *Athyrium filix-femina*.

Сероольховые леса

Леса с доминированием в древесном ярусе *Alnus incana* чаще всего характеризуются как вторичные на месте заброшенных лугов и пашен, реже на вырубках. Флористический состав травяного яруса сероольшатников довольно своеобразен, что связано с известной способностью серой ольхи обогащать почву азотом благодаря симбиозу с клубеньковыми бактериями (Работнов, 1939; Кашлев, 1963; Ниценко, 1972). Среди травянистых видов обильны нитрофилы, причем часто это рудеральные виды. Богатство почвы также часто привлекает в сероольшатники неморальные виды. С другой стороны, большая часть сероольшатников произрастает на достаточно увлажненных почвах, что способствует развитию в них и гигрофильных видов.

Среди вторичных типов сероольховых лесов, произрастающих часто вблизи поселков, наиболее распространены сероольшатники с доминированием малины (*Rubus idaeus*) и крапивы (*Urtica dioica*). Они сходны по своему составу. Сомкнутость древостоя в таких лесах обычно достигает 0.7—0.9. В подлеске характерен *Padus avium*. В подросте кроме серой ольхи присутствует ель; в травостое помимо малины и крапивы — *Athyrium filix-femina*, *Filipendula ulmaria*, *Equisetum sylvaticum*. Характерны бореальные виды — *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, а также неморальные виды — *Stellaria nemorum*, *Impatiens noli-tangere*.

По берегам небольших речек и ручьев со слабо выраженными долинами, где поймы и надпойменные террасы выражены фрагментарно, очень характерны влажновысокотравные сероольшатники, которые описаны многими авторами и соответствуют группе таволговых сероольшатников (Василевич, 1985, 1998; Дегтева, Ипатов, 1987) или гигрофильным сероольшатникам (Ниценко, 1972). Нам представляется, что этот тип сероольшатников является если не первичным, то устойчиво длительнопроизводным в таких местообитаниях. Древостой достаточно сомкнутый (0.5—0.7), состоит практически целиком из ольхи серой, единично присутствует береза. Подлесок редкий из *Sorbus aucuparia*, *Padus avium*. В травяном ярусе чаще всего преобладает *Filipendula ulmaria*, также обильны *Geum rivale*, *Equisetum sylvaticum*, постоянно присутствуют *Rubus idaeus*, *Urtica dioica*, *Deschampsia cespitosa*, *Athyrium filix-femina* и неморальные *Stellaria nemorum*, *Anemonoides nemorosa*.

Широколиственные леса

В западной части Сойкинского п-ова на крутых склонах плато и в глубоковрезанных долинах ручьев отмечены небольшие участки широколиственных лесов. Очевидно, раньше эти леса были распространены гораздо шире и теперь являются реликтами более благоприятных времен атлантического или суббореального периодов (Борисова, 1934).

На крутом склоне к равнине второго уровня описаны участки ясеневого (*Fraxinus excelsior*) леса. В подлеске довольно обилен *Padus avium*. Травяной покров сформирован *Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea*, *Convallaria majalis*, *Mercurialis perennis*, *Viola mirabilis*, *Carex digitata*, *Oxalis acetosella*, *Solidago virgaurea*. В моховом покрове в незначительном количестве отмечаются *Rhytidiadelphus triquetrus* и *Mnium* sp.

На моренных склонах равнины первого уровня встречаются липовые леса. Было найдено 2 участка липняков на таких склонах в северной и южной частях изученной территории. Кроме липы в составе древостоя участвуют мелколиственные породы (*Betula pubescens*, *Populus tremula*, *Alnus incana*). Сомкнутость древостоя 0.3—0.5, средняя высота деревьев 22—25 м, диаметр стволов липы 18—22 см (до 50 см). В подросте липняков *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*, *Picea abies*. В подлеске достаточно обилен *Corylus avellana*, реже *Daphne mezereum*, *Sorbus aucuparia*. В травяном ярусе преобладают *Lathyrus vernus*, *Aegopodium podagraria*, *Geum rivale*, *Oxalis acetosella*, *Hepatica nobilis*, *Pulmonaria obscura*, *Actaea spicata*, *Anemonoides nemorosa*, *Viola mirabilis*. Кроме этого, для северного участка отмечаются *Vicia sylvatica*, *Poa nemoralis* и *Carex digitata*. Напочвенный покров южного участка богаче, здесь помимо перечисленных видов распространены *Ranunculus cassubicus*, *Stellaria holostea*, *Paris quadrifolia*, *Stachys sylvestris*, *Galeobdolon luteum*, *Galium odoratum*, а также достаточно редкий для Ленинградской обл. вид *Dentaria bulbifera*.

По долинам ручьев отмечены широколиственные леса смешанного состава (*Tilia cordata*, *Ulmus glabra*, *Alnus glutinosa*) с участием мелколиственных (*Populus tremula*, *Betula pubescens*). Сомкнутость древостоя 0.4—0.8, средняя высота 27—28 м, средний диаметр ствола 20—23 см (у вяза — 30—38 см). Подрост из *Acer platanoides*, *Ulmus glabra*, *Populus tremula*, *Picea abies*. В кустарниковом ярусе отмечаются *Corylus avellana*, *Lonicera xylosteum*, *Ribes alpinum*. В травяном ярусе представлены как неморальные, так и бореальные виды: *Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea*, *Pulmonaria obscura*, *Viola mirabilis*, *Ranunculus cassubicus*, *Galeobdolon luteum*, *Asarum europaeum*, *Crepis paludosa*, *Convallaria majalis*, *Oxalis acetosella*.

Черноольховые леса

Черноольховые леса относятся разными авторами к различным типам растительности: к широколиственным лесам (Растительный..., 1956; Растительность..., 1980), мелколиственным лесам (Растительность..., 1996), лесным формациям низинных болот (Яковлев, 1973; Сарычева, 1998) и др.

Основные местообитания ольхи черной — берега рек, ручьев, края болот, побережья заливов Балтийского моря (Финского, Куршского). Она лучше других древесных пород переносит высокую обводненность, но требует проточности поверхностных и грунтовых вод и довольно богатых почв. Экологическая амплитуда местообитаний черной ольхи достаточно велика как по степени обводненности и проточности вод, так и по характеру почв (от глубоких торфяно-болотных до перегнойно-глеевых). С этим связано разнообразие образуемых ею сообществ и трудность отнесения их к определенному типу растительности.

Многие авторы указывают, что черная ольха выступает как коренная древесная порода, но способна создавать и производные фитоценозы (Смирнова, 1928; Юркевич и др., 1968).

В исследованном районе Лужской губы черноольшатники занимают достаточно большие площади (4.1 %). На их довольно широкое распространение на Прилужской низменности обращали внимание И. Д. Богдановская-Гиенэф (1928а), З. И. Смирнова (1928). Интересно, что в исследованном районе черноольшатники занимают как характерные для них местообитания в пределах низкой литориновой террасы Финского залива, вдоль ручьев, по окраинным частям болот, так и на моренных равнинах более высокого уровня, где они, вероятнее всего, являются производными на месте еловых лесов (рис. 2, 2). Изредка в таких черноольшатниках встречаются отдельные старовозрастные ели. Возобновление же ели отсутствует. Вероятно, черноольшатники появились здесь на месте заброшенных сельскохозяйственных угодий, которые начали заболачиваться. Довольно часто у подножия склона к равнине следующего высотного уровня встречаются мелкие ручейки, которые и обеспечивают достаточное увлажнение для произрастания черной ольхи и препятствуют возобновлению ели.

Наиболее широко распространена группа влажно-высокотравных черноольшатников. В древостое помимо черной ольхи обычно присутствует береза, иногда серая ольха. Сомкнутость древостоя черноольшатников часто достигает 0.7. Средняя высота деревьев 16—18 м, диаметр ствола 18—25 см. Чаще всего встречаются таволговые черноольшатники. Помимо основного доминанта для них характерны *Urtica dioica*, *Geum rivale*, *Athyrium filix-femina*, *Impatiens noli-tangere*, *Stellaria nemorum*, *Chrysosplenium alternifolium*.

На моренной равнине на высоте 25—30 м над ур. м. был описан черноольшатник с участием ясеня с подлеском из *Corylus avellana* и *Padus avium*. В покрове преобладают *Filipendula ulmaria* и *Urtica dioica*.

На переувлажненных равнинах низких уровней встречаются также ольшатники смешанного состава, в которых примерно в равных количествах участвуют ольха черная и ольха серая. В травяном ярусе таких лесов преобладают крапива и таволга, участвуют также неморальные виды: *Ranunculus cassubicus*, *Stellaria nemorum*, *Chrysosplenium alternifolium*.

По днищам и нижним частям глубоких оврагов, по которым стекают ручьи, впадающие в Лужскую губу, встречаются черноольшатники страусниковые. В таких лесах черная ольха достигает высоты 20 м, сомкнутость крон 0.8—0.9. В подлеске обычны черемуха и лещина. *Matteuccia struthiopteris* господствует в травяном ярусе.

В верхних частях склонов оврагов описан интересный тип мелколиственно-черноольховых лесов с неморальнотравным покровом. В древостое помимо черной ольхи участвуют *Populus tremula*, *Betula pendula*, *Sorbus aucuparia*. В подросте немного ели. Характерен богатый подлесок из *Corylus avellana*, *Padus avium*, *Lonicera xylosteum*. Травяной ярус богат неморальными видами: *Galeobdolon luteum*, *Asarum europaeum*, *Ranunculus cassubicus*, *Anemonoides nemorosa*, *Aegopodium podagraria*, *Hepatica nobilis*, *Pulmonaria obscura*, *Mercurialis perennis*, *Actea spicata*.

По окраинам болот распространены черноольховые топи — лагги. Чаще всего это травяно-сфагновые или травяно-осоковые черноольшатники, в которых доминируют *Sphagnum girgensohnii*, *S. squarrosum*, *Carex acuta*, *C. vesicaria*, а также *Comarum palustre*, *Viola palustris*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Calla palustris*. Такие типы черноольшатников, вероятно, следует относить к лесным топям, рассматриваемым в качестве особого буферного типа растительности (Юрковская, 1995).

Луговая растительность

Луговая растительность представлена суходольными, пойменными и приморскими лугами.

Наиболее широко распространены различные типы суходольных лугов. Среди сухих вариантов встречаются разнотравно-полевицевые луга (*Agrostis tenuis*, *Festuca ovina*, *Achillea millefolium*, *Hieracium pilosella*, *Jasione montana*, *Sedum acre*).

В оптимальных условиях увлажнения и на достаточно богатых почвах произрастают разнотравно-злаковые луга (*Festuca pratensis*, *Alopecurus pratensis*, *Phleum pratense*, *Dactylis glomerata*, *Agrostis tenuis*, *Lathyrus pratensis*, *Vicia cracca*, *Galium album*, *Alchemilla* sp.) (рис. 2, *б*). Здесь производится ежегодный сенокос, подсев кормовых видов злаков и трав, а также выпас скота. Эти сообщества высокопродуктивны и разнообразны по видовому составу.

На более бедных почвах встречаются щучковые луга (*Deschampsia cespitosa*, *Calamagrostis epigeios*, *Phleum pratense*, *Ptarmica vulgaris*, *Centaurea jacea*, *Rumex acetosa*, *Succisa pratensis*).

Для более увлажненных местообитаний характерны таволговые и влажновысокотравно-щучковые луга (асс. Filipendulo-Deschampsietum — Стром, 1995). Такие сообщества часто зарастают ивой, березой, серой и черной ольхой. Флористический состав этих лугов достаточно бедный: *Filipendula ulmaria*, *F. denudata*, *Anthriscus sylvestris*, *Angelica sylvestris*, *Deschampsia cespitosa*, *Rumex acetosa*, *Geranium palustre*. Из мхов в небольшом количестве встречаются *Aulacomnium palustre* и *Calliergon* sp.

Пойменные луга занимают небольшие площади и представлены осоковыми и вейниковыми сообществами. Осоковые луга образованы *Carex acuta*, *C. rostrata*, *C. nigra*, *Iris pseudacorus*, *Lythrum salicaria*. А. В. Стром (1995) относит данную ассоциацию к остроосоковым лугам. Вейниковые луга сформированы из *Calamagrostis phragmitoides*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Lysimachia vulgaris*, *Scutellaria galericulata*. В сообществах пойменных лугов практически всегда участвуют ивы — *Salix cinerea*, *S. phylicifolia*.

Приморские луга, так же как и пойменные, не играют большой роли в растительном покрове исследованной территории. Здесь совсем отсутствуют богатые и разнообразные по составу солонцеватые приморские луговины, широко распространенные на соседнем Кургальском п-ове (Глазкова, Бубырева, 1997). Из-за незначительного прибоя и сильного опреснения вод Лужской губы луговая приморская растительность здесь значительно обеднена.

Среди тростниковых зарослей, на наиболее дренированных участках, встречаются разнотравные и разнотравно-щучковые луга, для которых характерно участие *Angelica litoralis*, *Rumex aquaticus*, *R. longifolius*, *Cirsium arvense*, *Lathyrus palustris*, *L. maritima*, *Ptarmica vulgaris*, *Coccyganthe flos-cuculi*, *Deschampsia cespitosa*, *Scirpus sylvatica*, *Juncus gerardii*, *Triglochin maritimum*.

Пониженные элементы рельефа с застоем воды заняты лугами с участием *Agrostis stolonifera*, *Juncus gerardii*, *J. articulatus*, *Myosotis palustris*, *Lythrum salicaria*, *Galium uliginosum*, *Cicuta virosa*.

На песчаных пляжах встречаются разнотравные сообщества довольно пестрого состава, которые, пожалуй, ближе всего к сухим лугам (*Artemisia campestris*, *Galium verum*, *G. boreale*, *Campanula rotundifolia*, *Potentilla argentea*, *Dianthus deltoides*, *Jasione montana*, *Hieracium pilosella*, *Trifolium arvense*, *Alchemilla baltica*, *Lotus corniculatus*, *Sedum acre*, *Festuca ovina*, *F. rubra*, *Helictotrichon pubescens*).

Литоральная растительность

Литоральная (прибрежная) растительность представлена различными типами сообществ, которые достаточно разнообразны по своей экологии и наиболее трудны для типизации (за исключением литоральных лугов, которые мы охарактеризовали в составе лугового типа растительности). Вдоль береговой линии Финского залива тянется широкая (до 1 км) полоса тростниковых (*Phragmites australis*), камышевых (*Scirpus lacustris*) и клубнекамышевых (*Bolboschoenus maritimus*) сообществ.

На песчаных пляжах представлены псаммофитно-травяные сообщества. Из них наиболее распространенными для всего побережья Финского залива являются колосняковые сообщества (*Leymus arenarius*, *Tanacetum vulgare*, *Artemisia campestris*, *Sedum acre*, *Honkenya peploides*), а также сорно-литоральные сообщества (*Cirsium arvense*, *Senecio viscosus*, *Galeopsis bifida*, *Atriplex litoralis*).

В прибрежной полосе встречаются мелкие водоемы, полностью или частично заросшие водными растениями. Наиболее типичны для таких водоемов следующие виды: *Typha latifolia*, *Carex aquatilis*, *Stratioites aloides*, *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton perfoliatum*, *Lemna trisulca*, *Rumex maritimus*, *Batrachium trichophyllum*, *Juncus articulatus*. Здесь отмечено несколько редких видов: *Nymphaea alba*, *N. borealis*, *Alisma juzepczukii*, *Tillaea aquatica*, *Subularia aquatica*.

Болотная растительность

Район Лужской губы Финского залива относится к Ленинградской приморской провинции торфяников (Кац, 1948), тянущейся узкой полосой к западу от Санкт-Петербурга. Верховые болота выделяются в особый тип — восточно-прибалтийские (Богдановская-Гиенэф, 1928б, 1949).

Из исследованных нами на данной территории болотных объектов наибольшую площадь занимает приозерное болото с озером Леший, упоминаемое в «Торфяном фонде РСФСР» (1950) по Ленинградской обл. как Ярви-Суо. На топографических картах прошлого века данное болото обозначено как Векхи-Ярви.

И. Д. Богдановская-Гиенэф (1928а) в работе «Естественные районы северо-западной части Ленинградской области» сообщает, что в средней части Прилужской низменности имеется несколько озер, расположенных в ряд, вытянутый в меридиональном направлении, а самое северное из них — маленькое озеро Леший, окруженное сфагновыми болотами.

Болотный массив вокруг озера Леший расположен на северной окраине болотной равнины, простирающейся в юго-восточном направлении, на которой южнее имеются более крупные болотные массивы вокруг озер Хаболовское и Судачье (Атлас..., 1967). С юго-запада болото «подпирается» абразионным уступом Куровицкого плато, высота которого 24—26 м над ур. м. Озеро Леший мелководное (1.5—3.0 м гл.), оно интенсивно зарастает. Средняя мощность торфа достигает 3 м (Торфяной..., 1950), а в окраинных частях болотного массива — всего 0.5 м (до 1.2 м, по нашим данным). Площадь болота составляет 222 га, торфяная разведка выполнялась в 1949 г.

В западной части имеется небольшая заплывшая мелиоративная канава, а в восточной части — еще 2 перекрещивающиеся более мощные канавы, одна из которых представляет собой спрямленное русло небольшой речки, стекающей с Куровицкого плато и отводящей воду с болота в р. Хаболовку. На топографической карте частей Петербургской и Выборгской губерний 1865 г. эта канава уже присутствует. По нашему мнению, в настоящее время значительного влияния на развитие и характер растительного покрова канавы не оказывают.

Болотный массив вокруг озера Леший имеет несколько хорошо выраженных разнородных частей: центральную облесенную, западную и восточную, лагг, а также окраины, примыкающие с севера к массиву (рис. 3). Центральная часть представляет собой олиготрофное болото с сосново-пушицево-кустарничково-сфагновой растительностью. Высота сосны от 3 до 8 м. Из кустарничков преобладают *Ledum palustre*, *Rubus chamaemorus*, *Chamaedaphne calyculata*. Набор сфагновых мхов обычен: *Sphagnum magellanicum*, *S. fuscum*, *S. balticum*, *S. angustifolium*. Западная и восточная части болотного массива — мезотрофные осоково-сфагновые. Однако в западной части доминируют *Carex rostrata* и *Sphagnum fallax*, а в восточной — *Carex lasiocarpa*, *Sphagnum magellanicum* и *S. pulchrum*. Здесь же, в восточной части массива, встречаются разные виды ив и спорадически *Betula pubescens*, а в западной части,

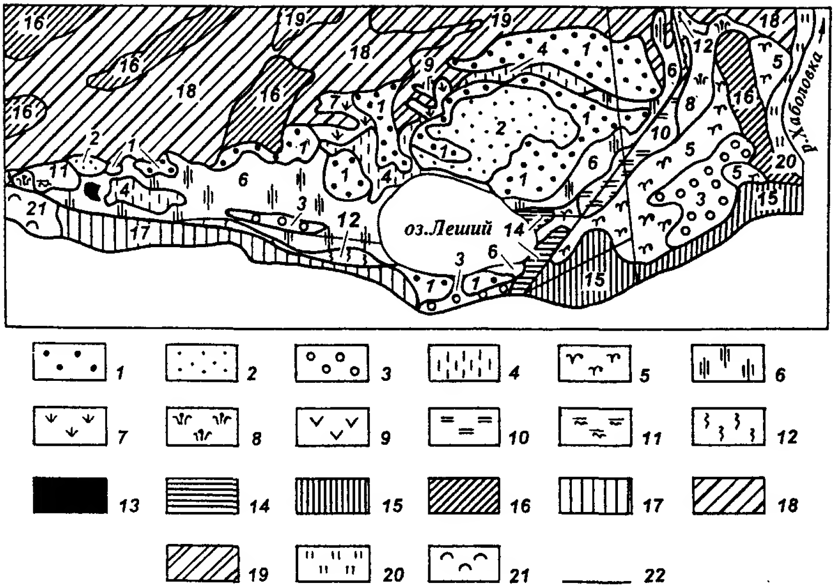


Рис. 3. Фрагмент карты растительности в окрестностях озера Леший.

1—13 — **болотная растительность:** *1* — сосново-пушицево-кустарничково-сфагновая, *2* — кустарничково-пушицево-сфагновая с редкой сосной, *3* — кустарничково-осоково (*Carex lasiocarpa, C. rostrata*)-сфагновая с редкой сосной, *4* — очеретниково-осоково(*Carex limosa, Rhynchospora alba*)-сфагновая, *5* — травяно-осоково(*Carex lasiocarpa*)-сфагновая с ивами и редкой березой, *6* — осоково(*Carex rostrata*)-сфагновая, *7* — осоково(*Carex rostrata*)-сфагновая с *Eriophorum polystachion*, *8* — осоково(*Carex rostrata*)-травяно(*Comarum palustre*)-сфагновая, *9* — осоковая (*Carex rostrata*) с *Eriophorum polystachion*, *10* — сабельниково-осоково-хвощовая, *11* — тростниково-сфагновая, *12* — черноольховый лагг, *13* — минеральный остров; *14—19* — **леса:** *14* — черноольшатники влажновысокотравные, *15* — ельники сфагновые, *16* — сосняки сфагновые, *17* — ельники кислично-неморальнотравные, *18* — сосняки зеленомошные, *19* — сосняки вересково-лишайниковые; *20* — **пойменные луга:** вейниковые луга с ивой. *21* — вырубка, *22* — канавы.

кроме того, присутствует очеретниково(*Rhynchospora alba*)-осоковый(*Carex limosa*) мелкоостровково-топяной комплекс с *Baeothryon alpinum*. Лагг выражен фрагментарно (рис. 3, *12*), он представлен травяно(*Calla palustris*, *Iris pseudacorus*)-осоковой(*Carex acuta*, *C. vesicaria*) растительностью с редкой ольхой (*Alnus glutinosa*) в древесном ярусе. Окраинные части практически изолированы от основного массива, они как бы вклиниваются в песчаные дюны, «наползают» на них. Растительность представлена пушицево(*Eriophorum polystachion*)-осоковыми(*Carex rostrata*) сообществами. По характеру растительного покрова и, вероятно, генезису северные окраинные части близки к болотам междюнных котловин, о которых мы скажем чуть позже.

При исследовании болотного массива были собраны редкие для Ленинградской обл. виды сфагновых мхов: *Sphagnum pulchrum* — в травяно(*Menyanthes trifoliata*, *Equisetum fluviatile*, *Comarum palustre*)-осоково(*Carex lasiocarpa*)-сфагновом сообществе с ивами в восточной части массива; *S. palustre* — в протоке топяного комплекса. На северной окрайке болотного массива в евтрофном осоковом (*Carex rostrata*) с *Eriophorum polystachion* сообществе был найден сфагнум секции *Subsecunda* — *Sphagnum denticulatum*.

С северо-запада к болоту подступают дюны древней Балтики, поросшие сосняком вересково-лишайниковым, подвергавшимся неоднократным пожарам. В воронкообразных бессточных котловинах между дюнами располагаются крошечные болотца (менее 1 га), существующие благодаря атмосферному и грунтовому питанию, а также поверхностному стоку. Здесь встречены сообщества 2 типов — осоковые (*Carex lasiocarpa*) с кочками *Sphagnum papillosum* и ивами (*Salix phylicifolia*, *S. aurita*) и осоковые (*Carex rostrata*) с *Eriophorum polystachyon* и пятнами *Sphagnum subsecundum*.

Еще один интересный компонент ландшафта — песчаные валы, вытянутые параллельно берегу Лужской губы, чередующиеся с заболоченными понижениями. Болота межваловых понижений следует охарактеризовать как мезоолиготрофные. Все они в той или иной степени нарушены (ЛЭП, шоссе, квартальные просеки, дренажные канавы). Наиболее интересным оказалось болото, пересекаемое железнодорожной насыпью. Болота этого типа наиболее сложные в отношении структуры. Они напоминают болота сточных котловин по схеме Ниценко (1967) с переходными осоково-сфагновыми участками и мезоолиготрофными облесенными сосной краями. Сосново-осоково(*Carex lasiocarpa*)-кустарничково-сфагновые сообщества встречаются чаще всего в данном типе болот. Из кустарничков характерны *Betula nana*, *Andromeda polifolia*, *Calluna vulgaris*. Сфагновый покров представлен *Sphagnum papillosum*, *S. fallax*, *S. fuscum*, *S. rubellum*. Одно из таких болот имеет озерково-топяной комплекс. В озерках встречены *Nymphaea borealis*, *Utricularia intermedia*; топь заселяют следующие виды: *Carex limosa*, *Rhynchospora alba*, *Drosera anglica*, *Sphagnum pulchrum*, *S. papillosum*, *S. balticum*. Здесь же найдены редкие виды высших растений: *Hammarbya paludosa*, *Juncus stygius*, *Drosera intermedia*.

Кроме вышеупомянутых нами были описаны травяно(*Comarum palustre*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Galium palustre*)-осоковые (*Carex rostrata*, *C. nigra*) и кочкарно-осоковые (*Carex cespitosa*, *C. acuta*) евтрофные болота первой морской террасы, тростниковые болота в прилиторальной полосе.

На исследованной территории было встречено интересное явление, характерное для Кингисеппского р-на и описанное Богдановской-Гиенэф (1926), а именно болото на выходах ключей, занимающее вершинную поверхность и пологие склоны слабоволнистой гряды (25—30 м над ур. м.). Мощность торфа от 1 м и более. Размеры ключевого бугра составили 200 м в длину и 60—70 м в поперечнике.

На вершинной поверхности болота произрастают отдельные деревья *Picea abies*, *Betula pubescens*, высота которых составляет 14—15 м. *Alnus glutinosa* встречается только лишь у подножия склона. Из кустарников присутствуют виды рода *Salix*, а также *Viburnum opulus*, *Frangula alnus*, отмечен *Juniperus communis*. Есть подрост ели. В травяном покрове преобладает *Thelypteris palustris*, общее проективное покрытие его составляет 70—80 %. Довольно значительно участие *Equisetum fluviatile*, *Rumex acetosa*, *Caltha palustris*. В небольшом количестве присутствуют *Angelica sylvestris*, *Crepis paludosa*, *Menyanthes trifoliata*, *Galium uliginosum*, *Myosotis palustris*.

До 20 % поверхности болота занимают травяно-осоково-гипновые топи на местах обильного выхода грунтовых вод на поверхность. Топи в основном примыкают к вершине гряды. На топях преобладают *Carex vesicaria*, *Juncus* sp., гипновые мхи, местами *Typha latifolia*. В верхней части гряды также встречаются кочки *Carex appropinquata*, местами обилен *Melampyrum nemorosum*. Под елями — *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Hepatica nobilis*.

По нижней кромке болота можно встретить сообщества влажновысокотравных лугов (*Filipendula ulmaria*, *Valeriana officinalis*, *Cirsium oleraceum*, *Anthriscus sylvestris*, *Geranium palustris*).

Помимо описанных выше типов растительности на участках полностью нарушенной ранее растительности можно встретить березовые и сероольховые мелколесья, ивняковые заросли и так называемую пустошную растительность (первая стадия зарастания гарей и вырубок), представленную вересковыми, вересково-долгомошными, луговиковыми, вейниковыми, иван-чаевыми сообществами.

В результате проведенных исследований получены детальные данные о растительном покрове территории, расположенной на южном побережье Финского залива в районе строительства нового морского порта, включающие флористический список, банк геоботанических описаний, а также карту растительности масштаба 1 : 25 000.

Из опубликованных ранее геоботанических работ по западной части Ленинградской обл. имеется серия статей 1920-х гг. (Борисова, 1927; Богдановская-Гиенэф, 1928а, б и др.), которые дают характеристику растительности территории к западу и к югу от исследованной нами. В последние годы явно усилился интерес к растительности Ленинградской обл. В работе Т. В. Бибиковой, В. А. Смагина (1992) дается краткая характеристика заказника «Котельский», территория которого примыкает на востоке к исследованной нами. Краткий очерк растительности Кургальского п-ова, расположенного западнее, приводится в книге Е. А. Глазковой, В. А. Бубыревой (1997). Эти публикации позволяют провести сравнения растительности смежных регионов.

Растительность южного побережья Лужской губы и западной части Сойкинского п-ова в целом достаточно разнообразна, и многие растительные сообщества, а также отдельные виды растений представляют большой интерес и нуждаются в охране. Это прежде всего сохранившиеся участки широколиственного леса, еловые и сосновые сложные леса с богатым составом неморальных видов, разнообразные по растительности и генезису болота с редкими видами растений, некоторые редкие виды литоральных сообществ.

В связи со строительством Усть-Лужского морского порта очень важным является не только сохранение интересных ботанических объектов, но и растительных сообществ и экосистем в целом, выполняющих важные экологические функции: водорегулирующую, противоэрозионную, биостационную и др.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас Ленинградской области. М., 1967. 82 с.

Бибикова Т. В. Классификация осиновых лесов северо-запада России // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 3. С. 48—57.

Бибикова Т. В., Смагин В. А. Заказник «Котельский» // Очерки растительности особо охраняемых природных территорий Ленинградской области. СПб., 1992. С. 108—117.

Богдановская-Гиенэф И. Д. Ключевые болота Кингисеппского уезда Ленинградской губернии // Бот. журн. 1926. Т. 11. № 3-4. С. 323—346.

Богдановская-Гиенэф И. Д. Естественные районы северо-западной части Ленинградской области // Тр. Петергоф. естеств.-науч. ин-та. 1928а. № 5. С. 103—118.

Богдановская-Гиенэф И. Д. Растительный покров верховых болот русской Прибалтики // Там же. 1928б. С. 265—376.

Богдановская-Гиенэф И. Д. Типы верховых болот СССР // Тр. 2-го Всесоюз. геогр. съезда. М., 1949. Т. 3. С. 144—152.

Борисова А. Г. Очерк растительности северо-западной части Кингисеппского уезда // Тр. Ленингр. о-ва изучения местного края. Т. 1. Л., 1927. С. 29—39.

Борисова А. Г. Некоторые данные о дубе на северо-западе Ленинградской области (бывший Кингисеппский уезд Ленинградской губ.) // Геоботаника. Л., 1934. Вып. 1. С. 179—186.

Василевич В. И. К типологии лишайниковых и брусничных боров // Вестн. ЛГУ. Сер. биология. 1961. Вып. 2. № 9. С. 5—15.

Василевич В. И. О растительных ассоциациях ельников Северо-Запада // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 12. С. 1604—1613.

Василевич В. И. Классификация сероольшатников северо-запада европейской части РСФСР // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 731—741.

Василевич В. И. Незаболоченные березовые леса северо-запада Европейской России // Бот. журн. 1996. Т. 81 № 11. С. 1—13.

Василевич В. И. Заболоченные березовые леса северо-запада Европейской России // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 11. С. 19—29.

Василевич В. И. Сероольшатники Европейской России // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 8. С. 28—42.

Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. Л., 1989. 64 с.

Глазкова Е. А., Бубырева В. А. Флора Кургальского полуострова. СПб., 1997. 164 с.

Дегтева С. В., Ипатов В. С. Сероольшаники северо-запада РСФСР. Л., 1987. 252 с.

Дмитриева Е. В. Сосновые леса северо-запада Карельского перешейка // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 8. С. 1093—1106.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1. № 1-2. С. 1—85.

Ипатов В. С. Типы осиновых лесов северо-запада РСФСР // Вестн. ЛГУ. Сер. биология. 1960. Вып. 1. № 3. С. 23—40.

Исаченко А. Г., Дашкевич З. В., Карнаухова Е. В. Физико-географическое районирование северо-запада СССР. Л., 1965. 248 с.

Кашлев В. Ф. Сероольшатники Ново-Петровского лесхоза Московской области и их использование // Докл. ТСХА. 1963. Вып. 89. С. 530—535.

Кац Н. Я. Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение. М., 1948. 320 с.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 591 с.

Ниценко А. А. Еловые леса Ленинградской области // Вестн. ЛГУ. Сер. биология. 1960а. Вып. 2. № 9. С. 5—16.

Ниценко А. А. Сосновые леса Ленинградской области // Вестн. ЛГУ. Сер. биология. 1960б. Вып. 4. № 21. С. 22—32.

Ниценко А. А. Краткий курс болотоведения. М., 1967. 148 с.

Ниценко А. А. Типология мелколиственных лесов европейской части СССР. Л., 1972. 139 с.

Работнов Т. А. Типы сероольховых насаждений северо-западной части Московской области // Бот. журн. 1939. Т. 24. № 1. С. 15—29.

Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 427 с.

Растительность Московской области. Пояснительный текст и легенда к карте. М., 1996. 45 с.

Растительный покров СССР. Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР». М.; Л., 1956. Т. 1. 460 с.

Рысин Л. П. Сосновые леса европейской части СССР. М., 1975. 212 с.

Самбук С. Г. Классификация лишайниковых и зеленомошных сосновых лесов северо-запада европейской части СССР // Бот. журн. 1986а. Т. 71. № 11. С. 1468—1479.

Самбук С. Г. Классификация сосновых лесов Северного Приладожья // Бот. журн. 1986б. Т. 71. № 4. С. 441—449.

Самбук С. Г. Заболоченные леса европейской части СССР // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 4. С. 537—547.

Сарычева Е. П. Пространственная структура и видовое разнообразие черноольховых лесов Неруссо-Деснянского Полесья // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 10. С. 65—72.

Стром А. В. Классификация остроосоковых и дернистощучковых лугов северо-запада европейской части России // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 4. С. 77—84.

Смирнова З. Н. Лесные ассоциации северо-западной части Ленинградской области // Тр. Петергоф. естеств.-науч. ин-та. 1928. № 5. С. 119—263.

Торфяной фонд РСФСР. Ленинградская область. М., 1950. 509 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Юркевич И. Д., Гельтман В. С., Ловчий Н. Ф. Типы и ассоциации черноольховых лесов. Минск, 1968. 376 с.

Юрковская Т. К. Высшие единицы классификации растительности болот // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 11. С. 28—33.

Яковлев Ф. С. Ольха черная в заповеднике «Кивач» и в смежных районах // Тр. гос. заповедника «Кивач». Вып. 2. Петрозаводск, 1973. С. 23—31.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 10 III 1999

SUMMARY

The detailed vegetation characteristics of the Luga Bay region (Kingisepp district of Leningrad region) are presented. The analysis of floristic diversity is made and the rare species of the area are recorded. Based on the large-scale vegetation map, space correlation between typological categories of vegetation is exposed. Characteristic features of forest, paludal, meadow and littoral plant communities as well as the estimation of present-day state of the vegetation cover are presented. All information about vegetation and ecosystems of this area is particulary important because the construction of new sea port in Luga Bay of Finland Gulf has started. Preserving rare plants and plant communities, environmental monitoring of the area are necessary for this region.

УДК 581.526.426.2(470.22)

© С. А. Комолова, Д. М. Мирин

ОСОБЕННОСТИ ВОССТАНОВИТЕЛЬНОЙ ДИНАМИКИ ЕЛЬНИКОВ КИСЛИЧНОГО И НЕМОРАЛЬНО-КИСЛИЧНОГО ТИПОВ

S. A. KOMOLOVA, D. M. MIRIN. PATTERN OF REESTABLISHMENT DYNAMICS OF PICEETUM OXALIDOSUM AND P. NEMORALIOSO-OXALIDOSUM

Изучены разнообразные пути восстановления ельников кисличного и неморально-кисличного типов и их производных на северо-западе России после всех нарушений. Показано, что восстановление ельника кисличного идет с участием 10 промежуточных древесных видов в качестве эдификаторов и соэдификаторов, а ельника неморально-кисличного — 6. Представлена характеристика трех типов демутационных рядов: нормального, слабоаберрационного и сильноаберрационного.

Ключевые слова: ельник-кисличник, ельник неморально-кисличный, восстановительная динамика.

Еловые леса кисличной группы (Piceetum oxalidosum) представляют зональный тип растительности европейской южной тайги и отражают особенности ее восстановительной динамики. Восстановительная динамика в ельниках кисличной группы после различного рода нарушений в настоящее время мало изучена, но это важный вопрос для понимания механизмов устойчивости экосистем таежной зоны и принципов автогенной динамики лесов вообще.

С. И. Коржинский еще в 1891 г. заметил (Основы..., 1964), что современное состояние растительности какой-либо страны есть лишь одна из стадий непрерывных изменений ее растительного покрова, результат минувших условий, зачаток будущих. Первый обзор данных по динамике растительности сделал F. Clements в 1916 г. (Основы..., 1964), и в течение XX в. интерес к этой проблеме постепенно увеличивался. Это в первую очередь связано с усилением воздействия человека на природные экосистемы (Bonan et al., 1989). Динамика лесных биогеоценозов проявляется в разных формах. В. Н. Сукачев (Основы..., 1964) предложил классификацию, в которой выделил 2 уровня динамики биогеоценозов. Автогенные сукцессии, или биогеоценогенез, по этой классификации подразделены по преобладающим факторам развития (сингенез, эндогенез, филоценогенез). В любой системе развитие никогда не проявляется в чистом виде, всегда осложняясь рядом случайностей. Соотношение закономерности и случайности различно на стадиях сукцессии растительности. Для всех автогенных сукцессий закономерно усиление преобразования экотопа биоценозом и увеличение длительности существования сообществ (Разумовский, 1981).

Проблема восстановления древостоев темнохвойных лесов рассматривается давно. В ходе восстановительных сукцессий в таких лесах происходит закономерная смена состава и доминирования древесных пород (Колесников, 1979). Подробная схема восстановительной динамики темнохвойно-кедровых лесов предложена в работах В. Н. Седых и Е. П. Смолоногова (1975). Большинство еловых лесов кисличной группы северо-запада России сформировалось на заброшенных пашнях (Сеннов, 1992). Признаками древостоев первого этапа восстановительной смены после сельскохозяйственного пользования являются: смешанный состав с преобладанием березы или осины, сложная форма, низкая полнота первого яруса при хорошем росте и высоком бонитете, постепенное увеличение класса бонитета всего древостоя (Siren, 1955; Schmidt-Vogt, 1991).

Некоторые особенности восстановительной динамики растительности связаны с характером окружающих данный участок биогеоценозов. В ландшафтах с преобладанием еловых местообитаний смена сосны и березы елью протекает более интенсивно (Волков, Шелехов, 1985). Во многих работах показана поливариантность ранних стадий восстановления таежных лесов (Кузьменко, 1991; Ильина, 1991; Сеннов, 1992). Поливариантность связана как со случайностью соотношения различных промежуточных древесных пород, так и с различиями в плотности и сроках вселения коренной породы (Попов, 1988; Ипатов, 1990; Сеннов, 1992). По мере приближения к климаксовой стадии сукцессии поливариантность динамических рядов снижается. В одних и тех же эдафических условиях в разных климатических зонах возобновление хвойных пород на вырубках происходит по-разному. Исследования на Южном Урале показали, что лесовосстановление под пологом насаждений и на вырубках в подзоне южной тайги протекает значительно активнее, чем в хвойно-широколиственных лесах (Исаева, Луганский, 1975).

Цель данного исследования — выявление особенностей восстановительной динамики в еловых лесах кисличного и неморально-кисличного типов на северо-западе России.

Характеристика районов исследования

Исследования восстановления еловых лесов кисличной группы проводили в Ленинградской обл., Карелии и Центральном лесном биосферном государственном заповеднике (ЦЛБГЗ). Ленинградская обл. расположена на северо-западе Восточно-Европейской равнины. Основным типом рельефа является холмистая равнина с хорошо развитой гидрологической сетью. Во всех районах исследований в пределах Ленинградской обл. почвообразующими породами являются различные по механическому составу четвертичные отложения в основном ледникового происхождения. В Республике Карелия исследования проводили в пределах Приладожской низменности, которая представляет собой всхолмленную равнину. Климат Ленинградской обл. и Республики Карелия субокеанический (Агроклиматический..., 1959). ЦЛБГЗ находится на западе Тверской обл. в пределах Верхне-Волжского возвышенно-равнинного геоморфологического района. Климат этой территории умеренно-континентальный.

Вся исследованная территория относится к подзоне южной тайги, и только небольшая часть описаний растительности выполнена в южной части подзоны средней тайги (Ниценко, 1958). В Ленинградской обл. преобладают мелколиственные леса и еловые леса группы зеленомошных. В составе лесов незначительное участие принимают широколиственные породы. Их роль возрастает в нижних частях речных долин, на выходах ордовикских, силурийских и девонских известняков и по южному берегу Финского залива (Ниценко, 1955, 1959; Давыдов, 1966). ЦЛБГЗ расположен в южной части подзоны южной тайги. На территории заповедника преобладают еловые леса кисличной группы, характерно устойчивое доминирование *Oxalis acetosella* и значительное участие *Dryopteris expansa*, высокая встречаемость некоторых неморальных видов, лесного разнотравья и таежного мелкотравья (Жуков, Шиманюк, 1966, Шапошников, 1988). Во всех регионах исследования преобладают вторичные леса.

Материал и методика

В качестве основного метода исследования автогенных сукцессий был выбран метод установления сукцессионных связей на основе пространственных фитоценотических рядов сообществ. Хотя это и не прямой метод, но правильно подобранная совокупность косвенных доказательств может в высокой степени обеспечить достоверность вывода (Александрова, 1969).

Материал для исследований был собран в полевые сезоны 1994—1997 гг. Пробные площади (20 × 20 м) были заложены в различных типах травяных ельников и фитоценозах, являющихся стадиями восстановления травяных ельников после различных нарушений. Геоботанические описания выполнены по стандартной методике (Сукачев, Зонн, 1961; Понятовская, 1964). Общее число описаний фитоценозов, относящихся к экотопическим системам ельников кисличного и неморально-кисличного, составило 118. Описания включают в себя характеристику положения пробной площади в рельефе, положение описываемого фитоценоза в растительном покрове, подробные параметры древостоя: распределение пород по ярусам, число стволов каждой породы на пробной площади, средние и максимальные значения высоты и окружности ствола деревьев каждого вида по пологам, возраст господствующих деревьев для всех пород, площадь сечения стволов для каждой породы на 1 га. Было оценено общее проективное покрытие травяно-кустарничкового и мохового ярусов, измерено проективное покрытие и высота каждого вида подлеска, изучены характеристики подроста и возобновления для каждой древесной породы: число особей каждого вида дерева на 1 га, высота подроста для каждой породы и возраст подроста ели; плотность возобновления для каждой породы. Для определения возраста деревьев были взяты керны 5 господствующих в фитоценозе елей и 2 деревьев каждой из остальных пород с помощью бура. В качестве количественной характеристики жизненности компонентов древостоя использовали бонитет, рассчитанный по открытой 10-балльной бонитировочной шкале для ели, осины, березы и сосны (Ипатов, Герасименко, 1988; Ипатов и др., 1995). При анализе использовали общий бонитет по площади сечения ствола как наиболее показательный.

Сомкнутость крон оценивали визуально, сквозистость определяли с помощью сквозистомера (Ипатов и др., 1979). На пробных площадях сделали морфологические описания почвенных разрезов и взяли образцы почв для анализов из гумусовоаккумулятивного горизонта и нижнего горизонта почвенного профиля. Определение механического состава мелкозема произведено по методу Качинского.

Для оценки биоразнообразия использовали индекс Шеннона ($H' = -\Sigma p_i \ln p_i$, где p_i — доля проективного покрытия i-го вида от суммарного проективного покрытия), число видов травяно-кустарничкового и мохового ярусов (Мэгарран, 1992).

Результаты и их обсуждение

Описанные ельники кисличной группы и их производные сообщества произрастают на разных по механическому составу почвах — от песков до тяжелых суглинков. Кислотность нижних горизонтов почв варьирует от 4.9 до 6.0, гумусово-аккумулятивных горизонтов — от 4.2 до 5.5.

Восстановительные ряды подразделены по плотности основного поколения ели на нормальные (плотность близка к максимально возможной в данных условиях для данной возрастной группы), слабоаберрационные (плотность популяции ели понижена, но при развитии леса в течение одного поколения деревьев она постепенно достигнет «нормальных» значений) и сильноаберрационные (через устойчиво производные сообщества с сильно пониженной плотностью популяции ели).

Описания растительности были распределены по 5 основным и 4 переходным стадиям динамических рядов. 1-я стадия — до дифференциации кустарникового и древесного ярусов — содержит описания, относящиеся к 11 социациям кисличного ряда. Переходная стадия — молодой лиственный лес 20—35 лет — 4 социации. 2-я стадия — развитый лиственный или мелколиственно-сосновый лес — 23 социации. 3-я стадия — лиственно-еловый лес с елью в первом ярусе — 10 социаций. 4-я стадия — одновозрастный еловый лес с незначительной примесью других пород в древостое — 9 социаций. Переходная стадия — распад одновозрастного леса (ветровал) с доминированием древесных пород нижних ярусов — 1 социация. 5-я стадия — разновозрастный ельник — 2 социации. Климаксовый цикл динамики растительности представляет собой внутрифитоценозную динамику, обусловленную самовозобновительным процессом. Участки растительного покрова, различающиеся своим положением в климаксовом цикле, нельзя считать разными ассоциациями, так как они образуют фитогенную мозаику, не обусловленную какими-либо

ТАБЛИЦА 1

Характеристика строения фитоценозов стадий восстановления ельника кисличного (среднее ± стандартная ошибка)

Характеристика	Стадия				
	1-я	2-я	3-я	4-я	5-я
Сквозистость древостоя, %		25.9±2.0	29.7±2.4	21.2±2.4	24.0±8.8
Проективное покрытие, %					
кустарникового яруса	17±8.2	13±2.5	11±2.8	10±2.1	12±0.3
травяно-кустарничкового яруса	58±8.5	53±3.7	58±5.1	65±5.6	69±2.7
мохового яруса	7.1±1.4	7.7±1.1	10±2.3	32.4±6.4	20.5±4.6
Число видов трав и кустарничков на пробную площадь, шт.	28±2.2	28±1.6	26±1.6	28±1.9	32±1.1

внешними по отношению к растительности факторами (Beatty, Stone, 1986; Schmidt-Vogt, 1991).

В ходе автогенных сукцессий в ельниках кисличной группы происходит увеличение среднего возраста елового древостоя (70 лет на второй стадии, 80 лет на третьей, 95 лет на четвертой стадии). При переходе к разновозрастному ельнику увеличения среднего возраста не происходит (средний возраст ели на пятой стадии — 90 лет). На второй стадии значения среднего бонитета ели ниже, чем на стадиях развития сообществ, в которых ель участвует в сложении первого яруса древостоя. Снижение бонитета ели на ранних стадиях восстановления, скорее всего, связано с ее подчиненным положением в данных фитоценозах и большей зависимостью от ценотических условий.

В случае сильноаберрационных рядов одновозрастные ельники не образуются, а в течение нескольких поколений деревьев, по-видимому, формируется разновозрастный еловый древостой, увеличение доли ели в древостое происходит не ступенчато, как в нормальных рядах, а постепенно. После несплошного ветровала сообщество 3-й стадии может сразу переходить в 5-ю стадию, которая, вероятно, должна отличаться большим участием вторичных пород в древостое.

В ходе сукцессии изменяются ярусность и мозаичность растительных сообществ. После нарушения до формирования развитого вторичного леса мощность растительного покрова возрастает. Вследствие большей потенциальной высоты ели по сравнению с большинством вторичных древесных пород в условиях южной тайги во время стадий лиственно-елового леса и одновозрастного ельника мощность растительного покрова продолжает увеличиваться более медленными темпами. На разных стадиях демутации хорошо выражен только один или два древесных яруса. Единый древесно-кустарниковый ярус 1-й стадии сменяется либо двумя хорошо развитыми ярусами древостоя, либо (в случае аберрационных рядов) одноярусным древостоем и довольно хорошо развитым ярусом подлеска на 2-й стадии демутации. На 3-й и 4-й стадиях демутации хорошо развит только один ярус древостоя. При переходе к стадиям климаксового цикла ярусная структура древостоя и подлеска в ельнике кисличном усложняется. В древостое обычно хорошо выражен второй ярус, иногда есть намечающийся третий ярус. Подлесок в разновозрастных ельниках также часто дифференцирован по высоте на два подъяруса.

На второй стадии восстановления ельника кисличного травяно-кустарничковый ярус развит наиболее слабо по сравнению с другими стадиями (табл. 1). Максимальное развитие кустарничкового яруса наблюдается на 1-й стадии демутации. Общее покрытие мохового яруса возрастает к стадии одновозрастного елового леса, что, видимо, связано с развитием биогеоценотического горизонта подстилки и особенно с уменьшением доли лиственных пород в древостое и соответственно уменьшением слоя ежегодного опада.

ТАБЛИЦА 2

Плотность возрастных групп ели в разных типах восстановительных рядов ельника кисличного на 2-й стадии

Ряды	Плотность древостоя, экз./га			
	1-й ярус	2-й ярус	Подрост	Возобновление
Нормальные	$\frac{40 \pm 13}{56}$	$\frac{396 \pm 141}{596}$	$\frac{1513 \pm 281}{1190}$	$\frac{624 \pm 345}{1466}$
Слабоаберрационные	$\frac{16 \pm 12}{35}$	$\frac{116 \pm 38}{108}$	$\frac{744 \pm 143}{405}$	$\frac{763 \pm 383}{1083}$
Сильноаберрационные	$\frac{0}{0}$	$\frac{90 \pm 46}{102}$	$\frac{400 \pm 84}{187}$	$\frac{275 \pm 128}{287}$

Примечание. Над чертой — среднее ± стандартная ошибка; под чертой — стандартное отклонение.

Основная часть популяции ели на стадии мелколиственных молодняков представлена возрастной группой подроста (10—30 лет) преимущественно предварительного возобновления.

В нормальном ряду плотность подроста ели на 1-й стадии составляет около 1000 экз./га, в слабоаберрационном ряду — 300—600, в сильноаберрационном ряду — менее 250 экз./га и подрост может вовсе отсутствовать. Возобновление ели на вырубке затруднено и его плотность в нормальном и слабоаберрационном рядах составляет 200—600 экз./га, а в сильноаберрационном — менее 100, а может отсутствовать.

На стадии лиственного леса ель в сложении первого яруса древостоя не участвует. Лишь в некоторых случаях встречаются единичные особи в количестве до 50 экз./га, происходящие из предварительного подроста. В зависимости от сохранности предварительного подроста и времени вселения основной генерации ели ее количество во втором ярусе древостоя варьирует в нормальном ряду в среднем от 200 до 600 экз./га, в слабоаберрационном ряду — от 50 до 200 и не превышает 100 экз./га или вовсе отсутствует в составе древостоя в сильноаберрационном ряду (табл. 2). Плотность подроста ели на этой стадии в нормальном ряду достигает больших величин (в среднем 1000—1800 экз./га, а иногда и больше). Его количество снижается к слабоаберрационному ряду и очень невелико в сильноаберрационном. Количество возобновления ели на второй стадии варьирует в очень широких пределах даже в одном типе восстановительного ряда.

В сильноабберационном ряду возобновление ели во вторичном лесу происходит слабо и его количество меньше, чем елового подроста.

При переходе к 3-й стадии восстановления — выходу ели в первый ярус древостоя — структура популяции ели существенно меняется. Это связано с переходом ели в генеративное состояние и переходом эдификаторной роли от вторичных древесных пород к ели. Плотность елового древостоя на этой стадии в нормальном ряду составляет обычно 250—500 экз./га в первом ярусе и 150—300 — во втором (табл. 3), 800—1000 экз./га для подроста и 300—800 для возобновления. В слабоаберрационном ряду на этой стадии резко усиливается процесс возобновления ели, и при невысокой плотности древостоя ели (100—200 экз./га в первом ярусе и 50—150 — во втором) количество подроста достигает 1500—2500 экз./га. В зависимости от плотности старших возрастных групп ели количество возобновления на этой стадии в слабоаберрационном ряду варьирует от 0 до более 2000 экз./га. В сильноаберрационном ряду восстановления ельника кисличного усиления возобновления ели на этой стадии не происходит.

ТАБЛИЦА 3

Плотность возрастных групп ели в разных типах восстановительных рядов ельника кисличного на 3-й стадии

Ряды	Плотность древостоя, экз./га			
	1-й ярус	2-й ярус	Подрост	Возобновление
Нормальные	325±28 75	175±44 117	950±158 419	568±276 730
Слабоаберрационные	153±23 65	100±29 82	1819±39 1102	1888+–1301 3680
Сильноаберрационные	167±44 76	92±58 101	167±94 163	400±236 409

При распаде лиственной части древостоя в связи с появлением благоприятных микроместообитаний для поселения и развития проростков и некоторым ослаблением влияния древостоя на нижние ярусы растительного покрова процесс возобновления ели значительно усиливается. На этой стадии слабоаберрационные ряды с большой плотностью высокого подроста на предыдущей стадии при выходе подроста в древостой сливаются с нормальными рядами. Плотность елового древостоя в нормальных рядах на этой стадии составляет 400—650 экз./га в первом ярусе и до 400 во втором ярусе (табл. 4). Второй ярус ели образован большей частью угнетенными особями того же поколения, что и в первом ярусе. Иногда второй ярус может быть не выражен.

Соотношение между еловым подростом и возобновлением на этой стадии нормального ряда изменяется, количество возобновления превышает количество подроста и достигает более 100 экз./га. В слабоаберрационных рядах с большим запозданием появления основного поколения ели при низкой плотности старших возрастных групп плотность возобновления ели составляет от 3000 до 10 000 экз./га.

ТАБЛИЦА 4

Плотность возрастных групп ели в разных типах восстановительных рядов ельника кисличного на 4-й и 5-й стадиях

Стадия	Плотность древостоя, экз./га			
	1-й ярус	2-й ярус	Подрост	Возобновление
Нормальные ряды				
4-я	539±41 142	231±94 327	663±149 517	867+–429 1485
Слабоаберрационные ряды				
4-я	313±133 18	63±38 53	438±438 619	6063±3938 5568
5-я (ветровая)	99±24 33	159±59 83	1463±1188 1679	3350±2950 4172
5-я	405±27 53	69±45 90	1508±412 823	1714±756 1512

ТАБЛИЦА 5

Характеристика строения фитоценозов стадий восстановления ельника неморально-кисличного (среднее ± стандартная ошибка)

Характеристика	Стадия				
	1-я	2-я	3-я	4-я	5-я
Сквозистость древостоя, %		20.5±4.2	31.2±3.3	25.1±4.8	17.5±3.2
Проективное покрытие, %					
подлеска	80	9.5±3.0	12.8±3.0	40.1±7.6	20.5±5.1
травяно-кустарничкового яруса	61	58±10.4	71±6.1	71±7.6	71±2.4
мохового яруса	1	4.8±2.2	11.6±4.2	21.9±7.5	10.0±2.0
Число видов трав и кустарничков на пробную площадь	48	29±4	29±2.4	37±4	30±1.9

В процессе распада относительно одновозрастного елового древостоя при значительном снижении количества взрослых елей, особенно в первом ярусе, количество подроста возрастает в среднем до 1000—2000 экз./га, а возобновления — до 2000—5000.

При становлении условно коренных разновозрастных ельников кисличных плотность древостоя ели вновь возрастает, но количество елового подроста и возобновления сохраняется на высоком уровне, в среднем по 1000—2500 экз./га в каждой группе.

Динамические ряды в экотопической системе ельника неморально-кисличного, так же как и ельника кисличного, были подразделены по плотности основного поколения ели на 3 типа.

Описания растительности распределены по 5 основным и 4 переходным стадиям динамических рядов. 1-я стадия — до дифференциации кустарникового и древесного ярусов — содержит описания, относящиеся к 4 социациям неморально-кисличного ряда. Переходная стадия — молодой лиственный лес 20—35 лет — 1 социация. 2-я стадия — развитый лиственный лес — 7 социаций. 3-я стадия — лиственно-еловый лес с елью в первом ярусе — 7 социаций. 4-я стадия — одновозрастный еловый лес с незначительной примесью других пород в древостое — 4 социации. Переходная стадия — распад одновозрастного леса (ветровал) с доминированием древесных пород нижних ярусов — 1 социация. 5-я стадия — разновозрастный ельник — 2 социации.

В ходе восстановления ельника неморально-кисличного происходит повышение среднего возраста древостоя ели на отдельных стадиях по сравнению с ельником кисличным. Средний возраст ели на 2-й и 3-й стадиях составляет около 60 лет, на 4-й — 85, на 5-й — около 100 лет. После выхода ели в первый ярус древостоя ее бонитет практически не меняется и колеблется в районе 10—12 баллов по шкале Ипатова. На стадии вторичного леса средний бонитет ели существенно ниже (около 6 баллов), что связано с сильным влиянием конкуренции со стороны господствующих лиственных пород. Необходимо отметить, что в сообществах экотопической системы ельника неморально-кисличного варьирование бонитетов ели очень велико, по-видимому, это обусловлено сильным варьированием ценотических условий (разнообразием структуры ценоячеек).

На второй стадии восстановления ельника неморально-кисличного нижние ярусы фитоценоза развиты наиболее слабо по сравнению с другими стадиями (табл. 5). Сомкнутость подлеска возрастает к 4-й стадии. Максимальное развитие кустарникового яруса наблюдается на 1-й стадии демутации. Общее покрытие мохового яруса возрастает в стадии одновозрастного елового леса, что, видимо, связано с развитием

ТАБЛИЦА 6

Плотность возрастных групп ели в ельниках неморально-кисличных разного сукцессионного статуса

Статус	Плотность древостоя, экз./га			
	1-й ярус	2-й ярус	Подрост	Возобновление
Нормальный ряд, 4-я стадия	1000	100	0	2700
Слабоаберрационный ряд, 4-я стадия	$\frac{194 \pm 18}{31}$	$\frac{97 \pm 9}{16}$	$\frac{745 \pm 418}{23}$	$\frac{548 \pm 246}{426}$
Сильноаберрационный ряд, 4-я стадия	250	75	0	100
Сильноаберрационный ряд, 5-я стадия	150	200	2450	900

биогеоценотического горизонта подстилки, с уменьшением доли лиственных пород в древостое и уменьшением слоя ежегодного опада.

В восстановительном ряду ельника неморально-кисличного преобладают сообщества с пониженной плотностью популяции ели. Даже в нормальном ряду восстановления ельника неморально-кисличного плотность ели во всех ярусах меньше, чем в сообществах динамического ряда ельника кисличного. По-видимому, данное явление в первую очередь связано с большей гибелью ели в сообществах этой экотопической системы в первые годы своей жизни. С улучшением богатства почв масса всходов ели заметно уменьшается, также уменьшается их жизнеспособность (Абражко, Абражко, 1996). Кроме того, с усложнением синузиальной и ярусной структуры сообществ ухудшаются и световые условия для сеянцев. В густых травяно-кустарничковых синузиях освещенность часто бывает ниже компенсационного пункта ели, что приводит к массовой гибели проростков (Абражко, Абражко, 1996). Большое количество опада лиственных пород, кустарников и трав в неморально-кисличном ельнике приводит к погребению под слоем листьев почти всех проростков ели, доживших до осени, что также приводит к их массовой гибели. При улучшении почвенных условий чувствительность всходов ели к почвенному увлажнению существенно повышается вследствие снижения коэффициента водного обслуживания хвои корнями (Абражко, Абражко, 1996). Снижение в нормальных рядах плотности древостоя ели может быть связано с усилением конкуренции на разных этапах развития деревьев со стороны трав, кустарников, липы или клена.

На стадиях демутации в нормальном ряду структура популяций ели не полночленна. На начальных стадиях ель отсутствует в верхнем пологе древостоя. На стадии лиственно-елового леса ель отсутствует во втором пологе древесного яруса. На стадии одновозрастного ельника неморально-кисличного при обильном возобновлении ели почти не выражены группы подроста и деревьев второго полога древостоя.

При распаде одновозрастного елового древостоя структура популяции ели постепенно становится полночленной. В сообществах климаксового цикла ельников как кисличных, так и неморально-кисличных возобновление и подрост ели обильны во всех возрастных парцеллах (табл. 6).

Выводы

1. Рассмотренные типы леса — ельник кисличный и ельник неморально-кисличный — отличаются устойчивым доминированием в древостое коренных сообществ ели, средним развитием подлеска, доминированием или содоминированием в травяно-кустарничковом ярусе кислицы, слабой степенью развития мохового покрова, в котором преобладают *Rhytidiadelphus triquetrus*, виды родов *Brachythecium, Plagiot-*

ТАБЛИЦА 7

Сравнительная характеристика динамических типов леса ельник кисличный и ельник неморально-кисличный

Характеристика	Ельник кисличный		Ельник неморально-кисличный	
	А	Б	А	Б
Бонитет ели	6.6±0.3	3.6	11.0±1.5	8.6
Проективное покрытие, %				
подлеска	12.4±1.5	14.6	23.3±3.9	21.5
травяно-кустарничкового яруса	58.0±2.4	24.0	68.3±3.6	20.3
Общее покрытие мхов, %	15.5±2.6	25.5	12.7±2.9	15.9
Число видов трав и кустарничков на пробную площадь	28.1±0.8	8.3	31.9±1.8	9.9
Биоразнообразие травяно-кустарничкового яруса*	2.60±0.05	0.5	2.82±0.07	0.4

Примечание. А — среднее ± стандартная ошибка, Б — стандартное среднеквадратичное отклонение, (σ_{n-1}); * — индекс Шеннона.

hecium при высокой встречаемости и низком проективном покрытии *Hylocomium splendens, Pleurozium schreberi, Plagiochilla porelloides*, видов родов *Cirriphyllum, Plagiomnium* и *Rhyzomnium*. Данные типы леса предпочитают мезофильные условия и наиболее характерны для подзоны южной тайги.

Ельник неморально-кисличный произрастает в условиях большего богатства почвы кальцием. Для него характерно участие в нижних ярусах древостоя широколиственных пород, в основном липы и клена. По сравнению с ельником кисличным в ельнике неморально-кисличном травяно-кустарничковый и особенно кустарниковый ярусы развиты сильнее (табл. 7).

2. Для автогенных сукцессий, приводящих к ельникам кисличного и неморально-кисличного типов, отмечены варианты с участием от одного до десяти промежуточных видов-эдификаторов для восстановительных рядов ельника кисличного и из шести промежуточных видов деревьев для восстановительных рядов ельника неморально-кисличного. В целом наибольшую роль в качестве промежуточной породы при восстановлении ельников кисличной группы играет осина. Почти такую же по значению роль при восстановлении ельника кисличного играет береза. В динамических рядах ельника неморально-кисличного береза принимает несколько меньшее участие, и в этом типе значительную роль как в демутационных рядах, так и в климаксовом цикле играет липа. При наиболее раннем переходе эдификаторной роли от промежуточных пород к ели (в нормальных рядах) структура и состав основных синузий коренных ельников кисличной группы восстанавливаются к 70—80 годам развития без нарушений. При небольшой задержке перехода эдификаторной функции к ели (слабоаберрационные ряды) в зависимости от состава и строения окружающих фитоценозов состав и структура основных синузий коренных ельников кисличной группы восстанавливаются через 80—200 лет после нарушения (при отсутствии зачатков доминантов каких-либо ярусов). В сильноаберрационных рядах восстановление ельников сильно затруднено. В ходе восстановления ельников кисличной группы происходит изменение биотопа, состава и строения всех ярусов фитоценоза. Сообщества вырубок 5—15-летнего возраста имеют недифференцированный древесно-кустарниковый ярус и слабодифференцированный по высоте травяно-кустарничковый ярус. В случае нормальных рядов на стадии развитого вторичного леса сообщества имеют выраженный второй ярус древостоя, состоящий преимущественно из ели, обычно хорошо развиты подлесок и травяно-кустарничковый ярус и слабо

развит моховый ярус. На стадии мелколиственно-елового или сосново-елового леса в рядах восстановления ельников кисличной группы в древостое второй ярус слабо выражен, иногда имеется слабо развитый третий ярус древостоя. Степень развития подлеска и травяно-кустарничкового яруса сильно варьирует. Моховой ярус развит чуть лучше, чем на предыдущей стадии. На стадии одновозрастного ельника в древостое есть только один хорошо развитый ярус; подлесок и травяно-кустарничковый ярусы, как правило, хорошо развиты и дифференцированы на подъярусы. Моховой ярус на стадиях одновозрастного и разновозрастного ельников достигает наибольшего развития, но сплошного покрова он не образует. На стадии разновозрастного ельника кисличного или неморально-кисличного фитоценоз представляет собой подвижную мозаику парцелл, каждая из которых проходит цикл возрастного развития.

3. Выделено 3 типа восстановительных рядов по особенностям изменения структуры популяции ели и связанными с ними особенностями изменения биотопа, состава и строения нижних ярусов фитоценоза (нормальный, слабоаберрационный и сильноаберрационный). В нормальных демутационных рядах основное накопление подроста ели происходит на первых стадиях и до нарушения. В ходе демутации возобновление ели относительно слабое, оно усиливается при переходе к климаксовому циклу. В слабоаберрационных рядах основное накопление подроста ели происходит на 2-й—3-й стадиях демутации, и к моменту формирования спелого елового древостоя слабоаберрационные ряды сливаются с нормальными. В сильноабберационных рядах периода массового возобновления ели не отмечено.

4. Для ельника кисличного по сравнению с ельником неморально-кисличным характерно большее развитие мохового яруса, меньшее развитие подлеска и нижних ярусов древостоя. Средний бонитет ели для экотопической системы ельника кисличного составляет 5—6 баллов по шкале Ипатова, для экотопической системы ельника неморально-кисличного — 9—10 баллов. В сообществах ельника неморально-кисличного бонитет варьирует сильнее. Это может быть связано с бóльшим варьированием строения синузий древостоя. В то же время разнообразие путей восстановления, обнаруженных для экотопической системы ельника кисличного, выше, что, вероятно, связано с благоприятными условиями для развития большого числа конкурентно сильных видов.

5. В ходе восстановления ельников кисличной группы биоразнообразие травяно-кустарничкового яруса снижается от первых стадий к 3-й—4-й стадиям и вновь возрастает к стадии разновозрастного леса.

Исследования выполнены при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и ГНТП «Биологическое разнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абражко В. И., Абражко М. А. К характеристике роста всходов ели (*Picea abies, Pinaceae*) в коренных сообществах южной тайги // Бот. журн. 1996. Т. 1. № 7. С. 101—108.

Агроклиматический справочник по Ленинградской области. Л., 1959. 184 с.

Александрова В. Д. Классификация растительности. Л., 1969. 275 с.

Волков А. Д., Шелехов А. М. Биогеоценотическая структура лесов различных типов ландшафта подзоны средней тайги // Структура и динамика лесных ландшафтов Карелии. Петрозаводск, 1985. 184 с.

Давыдов А. В. Леса Ленинградской области // Леса СССР. М., 1966. Т. 1. С. 218—233.

Жуков А. Б., Шиманюк А. П. Леса Калининской области // Там же. С. 261—285.

Ильина И. С. Отражение пространственно-временных категорий растительности на крупномасштабных геоботанических картах // Геоботаническое картографирование 1991. Л., 1991. С. 22—23.

Ипатов В. С. Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1380—1388.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г. Таблицы бонитирования деревьев и древостоев. Л., 1988. 63 с.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Комолова С. А. Новые бонитировочные шкалы для оценки жизненности деревьев и древостоев // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 1995. Вып. 4. С. 42—48.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Бибиков В. Н. Сквозистость древостоев (измерение и возможность использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса) // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 1. С. 1615—1625.

Исаева Р. П., Луганский Н. А. Естественные лесовосстановительные процессы в подзонах южной тайги и темнохвойно-широколиственных лесов Урала // Лесообразовательный процесс на Урале и в Зауралье. Свердловск, 1975. С. 94—128.

Колесников Б. П. Некоторые результаты работы и ближайшие перспективы Средне-Уральского горно-лесного биогеоценологического стационара // Темнохвойные леса Среднего Урала. Свердловск, 1979. С. 3—11.

Кузьменко Е. И. Восстановительная динамика лесных экосистем нижнего Прииртышья и Притоболья // География и природ. ресурсы. 1991. № 4. С. 80—86.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М., 1992. 184 с.

Ниценко А. А. Растительность Ленинградской области и пути ее преобразования: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1955. 814 с.

Ниценко А. А. К вопросу о границе среднетаежной и южнотаежной подзон в пределах Ленинградской области // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 5. С. 684—694.

Ниценко А. А. Очерки растительности Ленинградской области. Л., 1959. 141 с.

Основы лесной биогеоценологии / Под. ред. В. Н. Сукачева, Н. В. Дылиса. М., 1964. 210 с.

Понятовская В. М. Учет обилия и характера размещения растений в сообществах // Полевая геоботаника. М; Л., 1964. Т. 3. С. 209—299.

Попов Л. В. О некоторых вопросах современного понимания динамики растительности // Флора и растительность южной тайги. Калинин, 1988. С. 80—86.

Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов. М., 1981. 232 с.

Седых В. Н., Смолоногов Е. П. Восстановительная динамика темнохвойных кедровых лесов низовий реки Назым // Лесообразовательный процесс на Урале и в Зауралье. Свердловск, 1975. С. 146—168.

Сеннов С. Н. Динамика еловых древостоев разного происхождения // Лесоведение. 1992. № 1. С. 3—10.

Сукачев В. Н., Зонн С. В. Методические указания к изучению типов леса. М., 1961. 142 с.

Шапошников Е. С. Ассоциация еловых лесов Центрально-лесного государственного заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 21 с.

Beatty S. W., Stone E. L. The variety of soil microsites created by tree falls // Can. J. For. Res. 1986. N 16. P. 539—548.

Bonan G. B., Kozzuhin M. D., Shugart H. H. Environmental factors and ecological processes in boreal forests // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1989. N 20. P. 1—28.

Schmidt-Vogt H. Die Fichte. Hamburg; Berlin, 1991. Bd 2/3. 781 S.

Siren G. The development of spruce forest on raw humus sites in northern Finland and its ecology // Acta For. Fenn. 1955. N 62. P. 1—408.

**Санкт-Петербургский государственный
университет**

Получено 15 I 1998

SUMMARY

The process of the natural reestablishment Piceetum oxalidosum and Piceetum nemoralioso-oxalidosum was investigated in NW Russia. Ten woody species can be edificators or co-edificators in the secondary vegetation of the dynamic forest type Piceetum oxalidosum and six woody species — in Piceetum nemoralioso-oxalidosum. The main secondary woody plants in both types are birch and aspen. Lime-tree is an edificator or co-edificator in 27 % of the secondary vegetation of Piceetum nemoralioso-oxalidosum. The demutation series are divided into normal, slightly aberrant and strongly aberrant.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.232.7 : 537.533.35

© И. А. Константинова

УЛЬТРАСТРУКТУРА *CHLOROCOCCUM MINUTUM* (*CHLOROPHYTA, CHLOROCOCCACEAE*) НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА

I. A. KONSTANTINOVA. THE ULTRASTRUCTURAL STUDY OF *CHLOROCOCCUM MINUTUM (CHLOROPHYTA, CHLOROCOCCACEAE)* AT DIFFERENT STAGES OF ITS LIFE CYCLE

Изучено тонкое строение клеток *Chlorococcum minutum* (зооспоры и апланоспоры, вегетативные клетки, гаметы, зиготы) и выявлены четкие различия ультраструктуры ядра и клеточной оболочки на разных стадиях жизненного цикла. Содержание спорополленина в оболочке зиготы предположительно связывается с триламеллярной структурой. Хлоропласт, пиреноид и остальные структуры в процессе жизненного цикла не претерпевают существенных изменений. Проводится сравнительный анализ строения и преобразования клеточных оболочек в жизненном цикле 2 близкородственных представителей одноклеточных зеленых водорослей родов *Chlamydomonas* и *Chlorococcum*.

Ключевые слова: *Chlorococcum*, жизненный цикл.

Виды рода *Chlorococcum* характеризуются мелкими размерами клеток (10.0—50.0 мкм), что затрудняет изучение деталей их организации в световом микроскопе. При разработке систематики данного рода используются наряду с морфологическими физиологические и биохимические критерии (Starr, 1955; Archibald, Bold, 1970; Gärtner, Ettl, 1988), тем не менее между некоторыми видами четкие границы не выявлены. Электронно-микроскопические исследования позволяют в значительной степени расширить и углубить сведения о клеточной организации видов. В частности, это касается строения таких структур, как оболочка, хлоропласт, пиреноид, жгутиковый аппарат и т. п.

Цель данной работы — выявление особенностей ультраструктуры клеток *C. minutum* на различных стадиях жизненного цикла, а также описание оболочки гаметы и зиготы в процессе формирования.

Материал и методика

Объектом исследования был типовой штамм № 117 *Chlorococcum minutum* Starr, полученный из коллекции Техасского университета (США).

Водоросли выращивали на агаризованной среде Болда (3 NBBM) (Archibald, Bold, 1970) в течение 10 сут при освещенности 8000—9000 лк, продолжительности освещения 8 ч в 1 сут и температуре в световой период 23—26 °С. Для исследования апланоспор использовали культуры 4-недельного возраста. Перед фиксацией штрихи заливали теплым агаром и нарезали мелкими кубиками. Образцы фиксировали 4%-ным раствором глутарового альдегида на жидкой среде Болда (pH 6.6) при температуре +4 °С, постфиксировали 2%-ным раствором осмиевой кислоты, обезвоживали в серии спиртов и ацетоне, заливали в аралдит. Ультратонкие срезы получали на ультратоме LKB-III. Изучение образцов проводили на электронных микроскопах «Tesla-BS-500» и «Jem-7a» при ускоряющем напряжении 60 кВ. Для получения достоверных результатов материал фиксировали в 4 повторностях.

Результаты и их обсуждение

Вид *C. minutum* впервые описал R. Starr (1955 : 30). Согласно диагнозу, «в молодых культурах большинство клеток яйцевидные, размеры шаровидных вегетативных клеток колеблются от 4.0 до 6.0 мкм; в старых культурах шаровидные клетки достигают 20.0 мкм. Хлоропласт с одним пиреноидом, окруженным сплошной крахмальной обкладкой. Бесполое размножение осуществляется зооспорами и апланоспорами. Зооспоры (6.0—7.0 × 3.0—5.0 мкм) имеют ядро, расположенное в задней части клетки, и стигму — в передней. Зооспоры образуются и в старых культурах. При половом размножении образуются зиготы с гладкой оболочкой».

Оболочка зооспор в исследованном нами материале тонкая и едва различима в световом микроскопе. При исследовании в электронном микроскопе в оболочке зооспор толщиною 0.020—0.025 мкм можно четко выделить 2 слоя: наружный (0.010—0.015 мкм), состоящий из чередующихся субъединиц, и под ним электронноплотный (0.010—0.012 мкм) (табл. I, *1*). При остановке зооспор появляется третий — внутренний, фибриллярный слой. В вегетативных клетках наружный слой теряет периодично чередующиеся субъединицы и приобретает вид бахромы, электронноплотный — не претерпевает изменений, а внутренний — становится толще в процессе роста клетки и достигает 0.50 мкм (табл. I, *2*). Аналогичную организацию имеет оболочка апланоспор. Такие организация и характер преобразований характерны для оболочек I типа (Седова, Константинова, 1994).

В зооспорах и вегетативных клетках обнаружена довольно крупная электронноплотная структура белковой природы (табл. I, *2*), которая окружена собственной мембраной и впервые детально была описана нами ранее (Константинова, 1988).

Хлоропласт окружен двумембранной оболочкой и содержит тилакоиды, собранные в пачки в среднем 8—10 на срез (табл. I, *3, 4*). Каждая пачка состоит из 2—3 плотно прижатых друг к другу тилакоидов. Пачки могут образовывать более крупные комплексы, в которых число тилакоидов доходит до 6. В строме хлоропласта много рибосом, а также встречаются крахмальные зерна (в зооспорах 0—6 на срез, а в вегетативных клетках — до 15) и электронноплотные глобулы.

Как в зооспорах, так и в вегетативных клетках хлоропласт содержит один пиреноид, который имеет сплошную крахмальную обкладку с подходящими к ней пачками тилакоидов хлоропласта. Однако через крахмальную обкладку в строму пиреноида проходят лишь одиночные тилакоиды шириной 0.05—0.06 мкм (табл. I, *4*). В строме пиреноида тилакоиды расположены беспорядочно, в поперечном сечении они округлые. Подобного типа пиреноиды по ранее разработанной классификации (Седова, Константинова, 1994) относятся к I типу строения.

Стигма расположена в периферической части хлоропласта зооспор и состоит из одного ряда осмиофильных глобул. В вегетативных клетках стигма отсутствует.

Ядро в зооспорах может располагаться как на заднем, так и на переднем конце клетки. Ядро зооспор и мелких вегетативных клеток имеет сложный хромоцентрический тип организации (Седова, 1989), т. е. имеет узкий ободок конденсированного хроматина вдоль ядерной оболочки и единичные глыбки, рассеянные по всей нуклеоплазме (табл. I, *3*). В крупных вегетативных клетках ободок исчезает и преобладает мелко диспергированный хроматин. Ядрышко плотное, компактное. Ядерные поры встречаются редко. Наружная ядерная мембрана может переходить в каналы гранулярного эндоплазматического ретикулума (ЭПР), охватывать диктиосому и образовывать так называемый амплекс.

Диктиосомы, состоящие из 7—9 цистерн и мелких пузырьков, локализуются преимущественно вблизи ядра (табл. I, *3*).

Митохондрии имеют плотную строму и беспорядочно ориентированные пластинчатые кристы.

Как в зооспорах, так и в вегетативных клетках обнаружены вакуоли 4 типов (табл. I, *3, 4*): 1) электроннопрозрачные, 2) с электронноплотным содержимым, 3) с закрученными мембранами внутри, 4) с мембранами и электронноплотным содержимым. При увеличении размера клетки вакуоли увеличиваются как в числе, так и в размерах. Для зооспор характерны, кроме того, сократительные вакуоли.

Жгутиковый аппарат *C. minutum* имеет типичный хламидомонадный тип строения (Громов, Гаврилова, 1985).

У *C. minutum* удалось наблюдать половой процесс, который не является постоянным в жизненном цикле хлорококков и практически не изучен. Зооспоры и гаметы морфологически не различимы на световом уровне. При исследовании в электронном микроскопе выяснилось, что оболочка гамет (табл. I, *5*) отличается от оболочки зооспор. Наружный слой оболочки гамет лишен периодично чередующихся субъединиц и напоминает довольно широкую бахрому (0.06 мкм), причем морфологически она отличается от таковой у вегетативных клеток этого вида (у гамет она более рыхлая и более широкая). Видоизменение данного слоя, вероятно, происходит в связи с активизацией расположенных здесь рецепторов (Versluis et al., 1993), участвующих в поисках гаметы противоположного пола. Расположенный под наружным слоем электронноплотный слой оказывается толще, чем у зооспор (соответственно 0.03 и 0.010—0.012 мкм).

При слиянии гамет (табл. II, *1*) их оболочка у основания жгутиков растворяется, а затем происходит слияние плазматической мембраны. Молодая зигота содержит 2 ядра (табл. II, *2*), слияние которых, так же как хлоропластов и пиреноидов, происходит позднее. Согласно наблюдениям T. Cavalier-Smith (1975), после кариогамии продолжается формирование зиготы, которая теперь содержит только 1 хлоропласт и пиреноид.

В процессе формирования зиготы ее оболочка претерпевает существенные изменения. Сразу после слияния 2 гамет оболочка образовавшейся зиготы еще сохраняет строение, характерное для гамет (табл. II, *2*). Затем начинает утолщаться электронноплотный слой за счет отложения плотного гранулярного материала. Под электронноплотным слоем появляется фибриллярный материал и формируется фибриллярный слой, аналогичный таковому вегетативных клеток (табл. II, *3*). При этом фибриллы откладываются неравномерно и могут давать утолщения. Таким образом, в состав первичной оболочки зиготы входят постепенно видоизменяющиеся оболочки обеих гамет.

Со временем под фибриллярным слоем формируется четкий триламеллярный слой, а под ним появляется электронноплотный слой, состоящий из гранулярного материала (табл. II, *3*). Под электронноплотным слоем откладывается фибриллярный слой. На этом завершается формирование вторичной оболочки зиготы. Подобный процесс чередования слоев может повторяться еще один или два раза в зависимости от возраста зиготы и условий обитания. В результате образуются третичная и четвертичная оболочки, а зрелая зигота приобретает характерный вид (табл. II, *4*).

Если сопоставить формирование зиготы у хлорококка и хламидомонады, то обнаруживаются явные различия. У *Chlamydomonas monoica* Strehlow (VanWinkle-Swift, Rickoll, 1997) молодая зигота имеет оболочку, по строению аналогичную оболочке гаметы, которая в отличие от хлорококка морфологически не отличается от оболочки зооспоры. Затем у *C. monoica* начинает формироваться фибриллярная первичная оболочка зиготы, а далее вторичная с четким, содержащим спорополленин триламеллярным слоем, который аналогичен таковому у *Chlorococcum minutum*. После формирования вторичной оболочки лежащие над ней оболочки сбрасываются. Таким образом в зрелой зиготе сохраняется только сравнительно толстая вторичная оболочка. У *Chlorococcum minutum* происходит не сбрасывание, а преобразование оболочки гаметы за счет утолщения электронноплотного слоя; и совместно с вновь формирующимся фибриллярным слоем они образуют первичную оболочку, которая входит в состав сложной системы покровного образования зиготы.

Следует отметить, что триламеллярный слой, состоящий из 2 темных ламелл и расположенной между ними светлой, выявлен у многих представителей автоспоровой группы хлорококковых водорослей (Atkinson et al., 1972; Burzyk, 1973; Puncǒchǎrova, Kalina, 1981) как у свободноживущих, так и входящих в состав лишайников (Brunner, Honegger, 1985). Триламеллярный слой является резистентной структурой и не растворяется при обработке крепкими кислотами (за исключением хромовой кислоты) и спиртами. В состав триламеллярного слоя входит спорополленин, который впервые обнаружен в оболочке пыльцы высших растений и спор некоторых грибов (Gooday, 1971). Иногда обнаруживается резистентный биополимер, похожий на спорополленин, но отличающийся от него некоторыми химическими и физическими свойствами (Puel et al., 1987). По мнению одних авторов (Burzyk, Hesse, 1981), спорополленин концентрируется в темных ламеллах, а по мнению других (Honegger, Brunner, 1981) — в светлой.

Можно предположить, что спорополленин содержится в триламеллярном слое вторичной и последующих оболочек зиготы *Chlorococcum minutum* и отсутствует в оболочках зооспор и вегетативных клеток.

Итак, в жизненном цикле *C. minutum* одни структуры претерпевают изменения в своей организации (оболочка, ядро), другие — в количестве и размерах (крахмальные зерна хлоропласта, вакуоли, митохондрии, диктиосомы), третьи — исчезают (стигма, сократительные вакуоли, жгутики).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Громов Б. В., Гаврилова О. В. Особенности ультраструктуры жгутикового аппарата зооспор зеленой водоросли *Chlorococcum minutum* // Цитология. 1985. Т. 27. № 2. С. 940—943.

Константинова И. А. Специфическая структура некоторых видов *Chlorococcum* Menegh. (*Chlorophyceae, Chlorococcales*) // Новости сист. низш. раст. 1988. Т. 25. С. 43—44.

Седова Т. В. Классификация ядер водорослей и их основные структурные типы у *Chlorococcum (Chlorophyta)* // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 4. С. 1594—1597.

Седова Т. В., Константинова И. А. Ультраструктура видов рода *Chlorococcum (Chlorophyta, Chlorococcales)* // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 3. С. 40—46.

Archibald P., Bold H. Phycological Studies XI. The genus *Chlorococcum* Meneghini. Austin, 1970. 115 p.

Atkinson A. W., Gunning B. E. S., John P. S. L. Sporopollenin in the cell wall of *Chlorella* and other algae. Ultrastructure, chemistry and incorporation of ^{14}C-acetate, studied in synchronous cultures // Planta. 1972. Bd 107. N 1. S. 1—32.

Brunner U., Honegger R. // Chemical and ultrastructural studies on the distribution of sporopollenin-like biopolymers in six genera of lichen phycobionts // Can. J. Bot. 1985. Vol. 63. P. 2221—2230.

Burzyk J. The chemical composition and ultrastructure of the cell wall of *Scenedesmus obliquus* II Acids, proteins, antigens // Folia Histochem. Cytochem. 1973. Vol. 2. N 2. P. 135—154.

Burzyk J., Hesse M. The ultrastructure of the outer cell wall layer of *Chlorella* mutants with and without sporopollenin // Plant. Syst. Evol. 1981. Vol. 138. N 2. P. 121—137.

Cavalier-Smith T. Electron and light microscopy of gametogenesis and gamete fusion in *Chlamydomonas reinhardtii* // Protoplasma. 1975. Vol. 86. P. 1—18.

Gooday G. W. A biochemical and autoradiographic study of the role of wall formation in *Platymonas tetrathele* // J. Exp. Bot. 1971. Vol. 23. N 73. P. 959—971.

Gärtner G., Ettl H. Neugliederung der Gattung *Chlorococcum* Meneghini (*Chlorophyta, Chlamydophyceae, Chlorococcales*) // Nova Hedwigia. 1988. Bd 47. N 3—4. S. 271—278.

Honegger R., Brunner U. Sporopollenin in the cell walls of *Coccomyxa* and *Myrmecia* phycobionts of various lichens, an ultrastructural and chemical investigation // Can. J. Bot. 1981. Vol. 59. N 2. P. 2713—2734.

Puel F., Largeau C., Giraud G. Occurrence of a resistant biopolymer in the outer walls of the parasitic alga *Prototheca wickerhamii (Chlorococcales)*. Ultrastructure and chemical studies // J. Phycol. 1987. Vol. 23. N 6. P. 649—656.

Puncŏchărova M., Kalina T. Taxonomy of the genus *Scotiellopsis* Vinatzer (*Chlorococcales, Chlorophyta*) // Arch. Hydrobiol. 1981. Vol. 60. N 2. Suppl. P. 119—147.

Starr R. C. A comparative study of *Chlorococcum* Meneghini and other spherical zoospororeproducing genera of the *Clorococcales* // Indiana Univ. Publ. Sci. Ser. 1955. Vol. 20. P. 1—111.

VanWinkle-Swift K. P., Rickoll W. L. The zygospore wall of *Chlamydomonas monoica (Chlorophyceae)*: morphogenesis and evidence for the presence of sporopollenin // J. Phycol. 1997. Vol. 33. P. 655—665.

Versluis M., Klis F. M., Egmont P., Ende H. The sexual agglutinins in *Chlamydomonas* eugametos are sulphated glycoproteins // J. Gen. Microbiol. 1993. Vol. 139. N 4. P. 763—767.

Ботанический институт РАН им. В. Л. Комарова
Санкт-Петербург

Получено 6 V 1998

SUMMARY

The ultrastructural investigation of the different stages of the life cycle of *Chlorococcum minutum* (zoospores, vegetative cells, gametes, zygotes) have revealed differencies in the structure of the cell wall and nucleus. It is suggested that the sporopollenin is located in the trilamellar sheath of the mature zygospore wall. The other cell structures vary only quantitatively.

УДК 576.312.37 : 582.572.2 Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 12

© В. А. Аверьянова, С. В. Клицов

О КАРИОЛОГИИ *CONVALLARIA MAJALIS* (*LILIACEAE*) В ПОДМОСКОВЬЕ

V. A. AVERIANOVA, S. V. KLITSOV. ON THE KARYOLOGY OF *CONVALLARIA MAJALIS* (*LILIACEAE*) IN MOSCOW VICINITY

Проведено кариологическое изучение 5 подмосковных популяций *Convallaria majalis*, в 3 из них изучен мейоз. Для каждой популяции составлены кариотип и идиограмма. Структура кариотипа во всех популяциях описывается формулой $K = 2n = 38 = 2\,(13m + 5sm + 1sa^{st})$. При сравнительном анализе кариотипов по строению гомологов найдены достоверные отличия между отдельными парами хромосом 4 популяций. Установлен межпопуляционный полиморфизм спутничных хромосом по длине ядрышкообразующих районов. Выявлен гетероморфизм спутничных хромосом в пределах кариотипа. В двух популяциях найдена миксоплоидия. Полученные данные свидетельствуют, что ныне эволюция генома ландыша идет преимущественно путем мутаций.

Ключевые слова: кариология, популяции, кариотип, *Convallaria majalis*.

Ландыш майский *Convallaria majalis* L. хорошо известен как лекарственное и декоративное растение. Род *Convallaria* имеет дизъюнктивный циркумбореальный ареал, в пределах которого размножается преимущественно вегетативно. Семенное размножение подавлено (Бангура, 1985; Животенко, 1991), поэтому каждую природную популяцию можно считать совокупностью нескольких клонов (Понерт, 1968). В различных клонах ландыша накапливаются мутации, что приводит к генетическому полиморфизму. Так, высокий полиморфизм по 5 ферментным системам установлен у фенотипических сходных сортов ландыша (Verron, Le Nard, 1993). У дикорастущего европейского *C. majalis* были выявлены различные биохимические расы (Bleier et al., 1962), описаны разновидности по окраске венчика и форме околоцветника (Понерт, 1968). В роде *Convallaria* существует значительная географическая изменчивость. На основании анатомо-морфологических (Понерт, 1968; Черных, 1974) и хемотаксономических (Черных, 1974; Комиссаренко, Ступакова, 1989) исследований из вида *Convallaria majalis* L. были выделены виды *C. keiskei* Miq. (Дальний Восток) и *C. transcaucasica* Utk. (Крым и Кавказ). Следует подчеркнуть, что данные виды признаны не всеми систематиками (Понерт, 1968; Матвеева, 1980). Дальневосточный ландыш отличается от европейского и закавказского более мощным ростом, относительно короткой цветочной стрелкой, более плотными листьями с восковым налетом на обеих сторонах и расположением устьиц преимущественно на нижней стороне листовой пластинки, химическим составом липидов и флавоноидов (Понерт, 1968; Черных, 1974). Для кавказских растений характерны более широкие крупные цветки с грушевидным околоцветником (Матвеева, 1980). Названные различия отражают генетический полиморфизм. Однако исследования, посвященные изменчивости генома ландыша в природе, малочисленны. В литературе в основном указаны диплоидные числа хромосом ландыша без описания кариотипов. Сведения о хромосомных числах ландыша противоречивы: 2n = 26 (Понерт, 1968); 2n = 34, 36, 38 (Хромосомные..., 1969); 2n = 42 (Гочу и др., 1977). Некоторые авторы на основании разноречивых данных о хромосомных числах ландыша считают, что этому виду в природе свойственна миксоплоидия (Матвеева, 1980). Среди культурных сортов ландыша известны полиплоиды (Reimann-Philipp, 1956; Понерт, 1968). Получена анеуплоидная культура ландыша in vitro (Аверьянова и др., 1997). Отмечен природный полиморфизм *C. majalis* по строению и числу спутничных хромосом (Гочу и др., 1977; Дмитриева, Парфенов, 1991). Имеются указания на постоянное присутствие в клонах *C. keiskei* равных реципрокных транслокаций между IV и VIII парами хромосом (Noda, Zhu, 1996). Принимая во внимание слабую изученность кариотипов ландыша и значительный генетический полиморфизм по важнейшим признакам, в том числе хозяйственно ценным (Матвеева, 1980; Verron, Le Nard, 1993), мы ставили своей задачей получить и сравнить кариотипы разных популяций, чтобы выявить размах генетической изменчивости и возможные механизмы эволюции кариотипа этого вида в природе.

Материал и методика

Изучены 5 подмосковных популяций *C. majalis*. Места сбора и номер популяции материала указаны в табл. 1. В связи с длительным прорастанием семян (до 6 мес в стерильных условиях) исследования проводили на клетках апикальной меристемы придаточных корней. Материал собирали в последней декаде июня—первой июля в период с 12 до 13 ч. Собранный материал в течение 2.5 ч обрабатывали 0.01%-ным водным раствором колхицина, после чего сутки фиксировали в этилацетате (1 : 1) и окрашивали 5%-ным раствором ацетокармина 8 ч при комнатной температуре. Затем готовили временные давленые препараты митотических хромосом (Турков и др., 1988). Микроскопирование проводили на микроскопе с фазовым контрастом Axiophot (Opton). Метафазные пластинки с целой клеточной стенкой фотографировали той же оптикой на пленку «Микрат-300» («Тасма», Казань) при увеличении объектива 100^{x}, фотоокуляра 2.5^{x}. Для каждой популяции анализировали не менее 10 метафазных пластинок с близкой степенью спирализации, которую определяли как соотношение длин наибольшей и наименьшей хромосом пластинки. Кариотипирование и подбор гомологов осуществляли по методике, предложенной A. Levan с соавт. (1964). Для каждой хромосомы набора измеряли абсолютную длину (L^{a}) и центромерный индекс (I^{c}). Спутничные хромосомы измеряли без учета длины спутника и спутничной нити. При измерении объектов пользовались микрофотографиями метафазных пластинок и объект-микрометра, снятых и отпечатанных при одинаковом увеличении с использованием одной и той же оптики. Для каждой пластинки определяли суммарную длину хромосом. Полученные результаты обрабатывали статистически.

ТАБЛИЦА 1

Материал исследования

Номер популяции	Место сбора	Время сбора		Местообитание
		корни	соцветия	
1	Г. Москва, Мичуринский проспект около Воробьевых гор	26 VI 1997 в 12^{00}	28 IV 1998 в 12^{00}	На газоне, среди кустов
2	Московская обл., Сергиево-Посадский р-н, окрестности ж.-д. ст. Абрамцево, лес в 500 м к югу от ж.-д.	3 VII 1997 в 12^{00}	9 V 1998 в 12^{00}	Вырубка в смешанном лесу с преобладанием сеянцев березы и рябины
3	Московская обл., Подольский р-н, лесной массив около пос. Мешково	1 VII 1997 в 13^{00}		Березняк травянистый, берег ручья
4	Г. Москва, юго-западная часть Битцевского лесопарка	28 VI 1997 в 12^{30}		Березняк зеленчуково-травянистый
5	Московская обл., Одинцовский р-н, лес в 18 км от ж.-д. ст. Звенигород, окрестности д. Горбуново	6 VII 1997 в 12^{30}	10 IX 1998 в 13^{00}	Ельник-кисличник

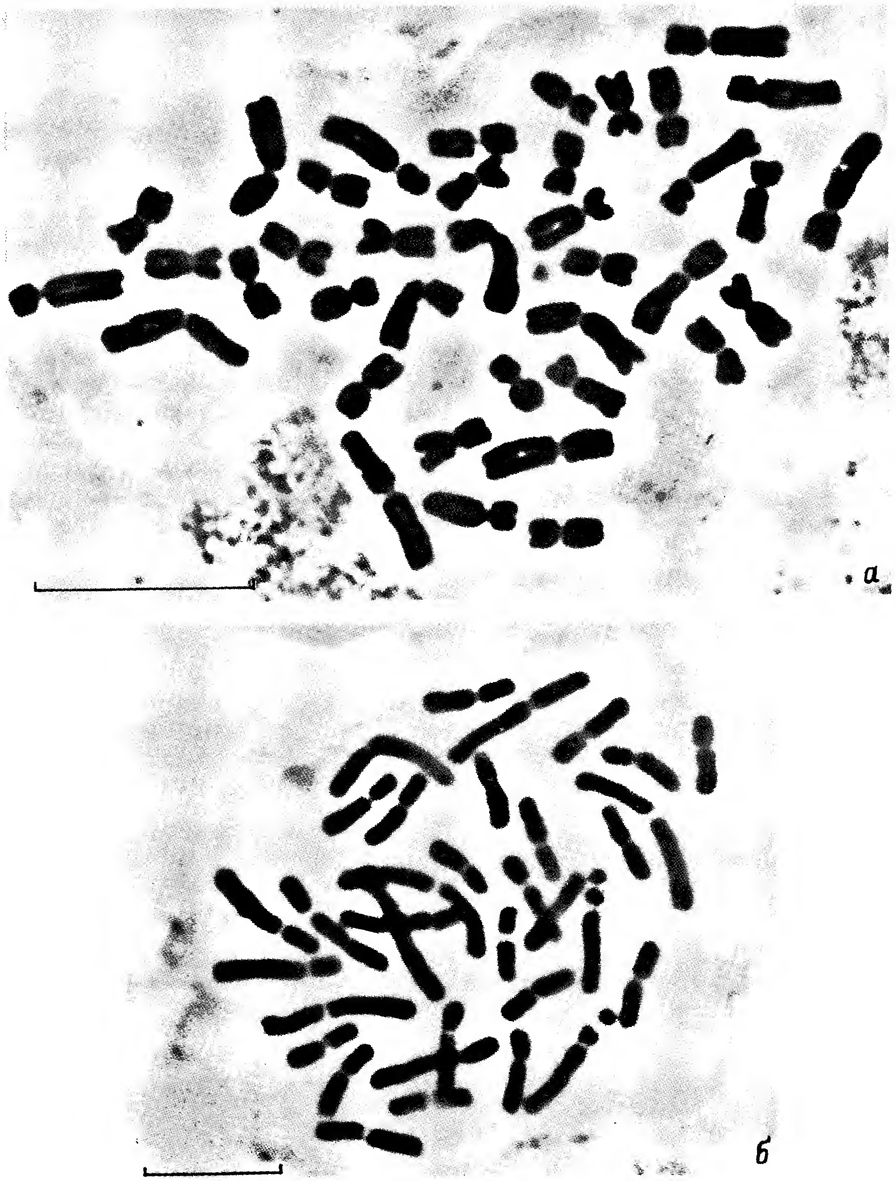


Рис. 1. Миксоплоидия в клетках апикальной меристемы придаточных корней на примере популяции 5. *а* — 2n = 38; *б* — 2n = 34; *в* — 2n = 76; *г* — 2n = 19. Масштабная линейка — 10 мкм.

Мейоз изучали в микроспорогенезе на временных давленых препаратах пыльников. Поскольку соцветие у ландыша закладывается осенью, мейоз начинается ранней весной, сразу после таяния снега. Сбор материала осуществляли в тех же популяциях (табл. 1) в последней декаде апреля—первой-второй декаде мая. Для фиксации выбирали растения с соцветиями, длина которых равнялась длине верхних чешуйчатых листьев. Собранные кисти фиксировали в этилацетате (1 : 1) в течение 1 сут, обрабатывали 40%-ным раствором пектиназы при 36 °C в течение 4 ч и окрашивали 50%-ным ацетокармином с добавлением хлористого железа в течение 3 сут при комнатной температуре. Из пыльников готовили давленые препараты (Турков и др.,

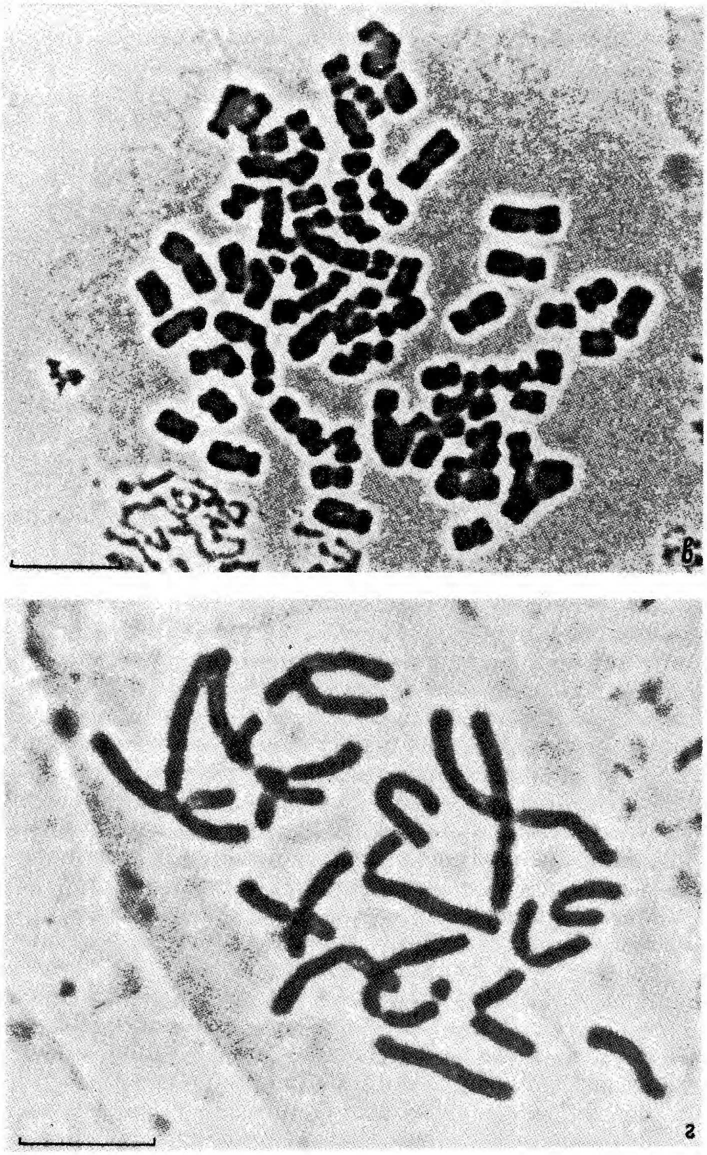


Рис. 1 (*продолжение*).

1988). Для каждой популяции анализировали не менее 25 пыльников. Подсчет бивалентов и изучение мейотических хромосом проводили в диакинезе — метафазе I.

Результаты

При кариологическом анализе получены данные, на основании которых составлены кариотипы 5 подмосковных популяций *C. majalis*. Во всех изученных популяциях диплоидное число хромосом ландыша в клетках апикальной меристемы придаточных корней равно $2n = 38$. Для популяций 1 и 5 отмечена миксоплоидия: в корневой меристеме найдены клетки с $2n = 19$, 34, 40, 76 хромосомам (рис. 1). Стандартные кариотипы ландышей изученных популяций достаточно однотипны и могут быть отображены формулой $K = 2n = 38 = 2\,(13m + 5sm + 1sa^{st})$. Единственная

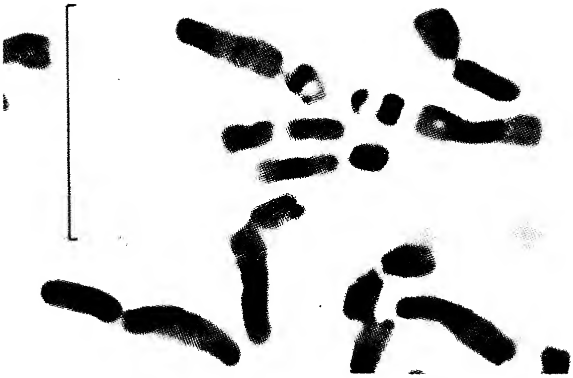


Рис. 2. Гетероморфизм спутничных хромосом ландыша.
Масштабная линейка — 10 мкм.

пара субакроцентрических хромосом набора на коротком плече несет линейный спутник. Отмечен гетероморфизм спутничных хромосом ландыша (рис. 2), а также популяционный полиморфизм спутничных вторичных перетяжек. В популяциях 1 и 5 спутничная нить в 2 раза длиннее, причем величина спутника в популяциях практически неизменна (табл. 2). Число ядрышек в меристемных клетках ландыша в интерфазе чаще всего равно 2, иногда встречаются клетки с 1 ядрышком.

По результатам измерений 10 метафазных пластинок в каждой популяции составлены идиограммы (рис. 3). Средние значения абсолютных длин хромосомных пар и их центромерный индекс указаны в табл. 2. В случае, если хромосомы достоверно не различаются по абсолютной длине, они могут быть идентифицированы в пределах кариотипа при монохромном окрашивании по значению их центромерного индекса. В разных популяциях пары с одинаковыми или близкими по значению центромерными индексами могут различаться по абсолютной длине и занимать разное положение в кариотипе. Например, спутничные субакроцентрические хромосомы с $I^c = 21$—

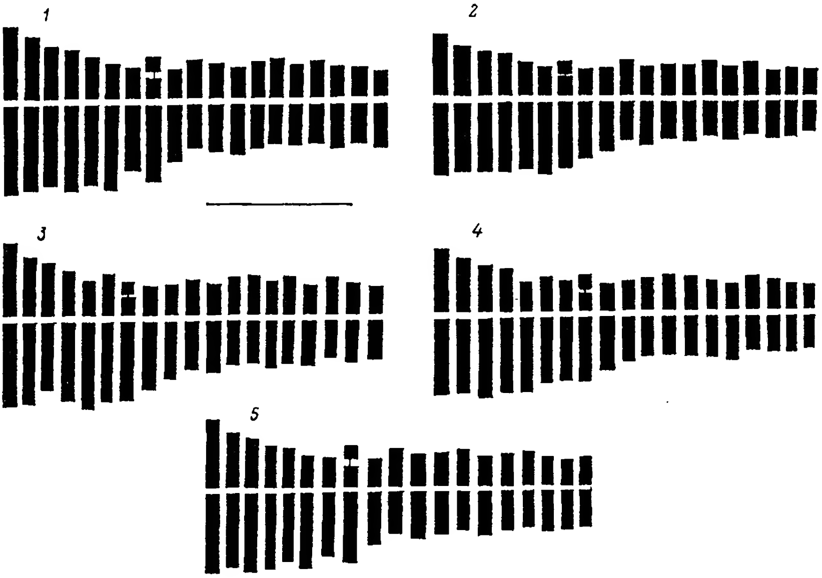


Рис. 3. Идиограммы хромосомных наборов 5 подмосковных популяций *Convallaria majalis*.
Масштабная линейка — 10 мкм.

23 % в популяциях 2 и 3 оказываются VII парой, а в популяциях 1, 4, 5 — VIII парой по кариотипу (табл. 2). Такое явление может быть объяснено различным характером спирализации хромосом в разных популяциях, поскольку спирализация — асинхронный, многоступенчатый процесс. Однако причиной этого могут быть и хромосомные перестройки. В нашем эксперименте абсолютная длина хромосом является среднеизменчивым, а в ряде случаев — сильноизменчивым признаком (табл. 2). Высокий уровень изменчивости абсолютной длины заставляет при идентификации хромосом кариотипа ландыша обращать особое внимание на значение их центромерного индекса. По центромерному индексу в кариотипе есть несколько хорошо заметных маркерных пар: I пара — крупные (9.1—10.6 мкм) метацентрические хромосомы, I^c = 45—46 %; V пара в популяциях 3, 4 и VI пара в популяциях 1, 2, 5 — крупные (6.8—8.2 мкм) субметацентрики, I^c = 28—29 %; VII или VIII пара — акроцентрические спутничные хромосомы, I^c = 21—23 %; IX пара — средние (5.2—5.9 мкм) субметацентрики, I^c = 33—35 %; XVI пара в популяциях 1, 2, 4, 5 и XVII пара в популяции 3 — мелкие (4.5—5.1 мкм) метацентрики с почти равными плечами, I^c = 48—50 %.

Как видно из табл. 2, при идентификации хромосом ландыша центромерный индекс дает более четкие различия. Поэтому в кариотипах разных популяций мы сравнивали пары хромосом, которые обладали близкими по значению центромерными индексами. Так, спутничные хромосомы (VII или VIII пара в зависимости от популяции) сравнивали между собой, хромосомы с центромерным индексом 28—29 % (V—VI пара) — между собой и т. д. Полученные данные представлены в табл. 3. У растений разных популяций между парами хромосом с равными или близкими по значению центромерными индексами в большинстве случаев не было найдено достоверных различий по абсолютным длинам (табл. 3). Это говорит о том, что кариотип ландыша является довольно устойчивой системой, а мутации, происходящие в клонах, чаще затрагивают генный уровень и не идентифицируются при монохромном окрашивании. Однако достоверные различия между некоторыми парами хромосом (отмечены * в табл. 3) служат косвенным доказательством наличия хромосомных перестроек в отдельных парах. Классифицировать данные перестройки не представляется возможным, поскольку они не визуализируются при монохромном окрашивании.

Хотя между изученными популяциями не найдено достоверных различий по суммарной длине хромосом (табл. 3), на основании достоверных различий по отдельным парам хромосом они были сгруппированы следующим образом: 1-я группа (популяции 1 и 3) характеризуется максимальной длиной хромосом, 2-я группа (популяции 2 и 4) — минимальной длиной хромосом и 3-я группа (популяция 5) — промежуточной длиной хромосом. Генетические расстояния между изученными популяциями по суммарной длине хромосом представлены на рис. 4. Для более детального изучения хромосомных перестроек нами было предпринято исследование мейоза в трех популяциях — 1, 2 и 5, которые мы отнесли к разным группам (рис. 4). Установлено, что во всех изученных популяциях мейоз идет асинхронно. Асинхронность наблюдается как в пыльниках одного бутона, так и в гнездах одного пыльника. Асинхронность мейоза в пределах одного бутона может быть связана с неодновременной закладкой пыльников в онтогенезе, так как чаще всего в одном бутоне 3 пыльника (внешний круг) находятся на более поздних стадиях мейоза, а 3 — на более ранних. Наиболее часто встречаются следующие сочетания фаз мейоза: тетрады в 3 пыль-

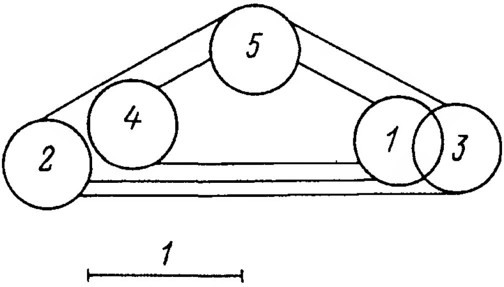


Рис. 4. Генетические расстояния между изученными популяциями 1—5 по суммарной длине хромосом (*1*).

ТАБЛИЦА 2

Кариологическая характеристика гаплоидного набора хромосом изученных популяций *Convallaria majalis*

№ пары	Номер популяции														
	1			2			3			4			5		
	$L^a + m$	C_v	I^c	$L^a + m$	C_v	I^c	$L^a + m$	C_v	I^c	$L^a + m$	C_v	I^c	$L^a + m$	C_v	I^c
I	10.63 + 0.45	15.0	45	9.14 + 0.42	15.1	46	10.61 + 0.33	11.0	46	9.42 + 0.46	17.0	46	10.0 + 0.37	12.3	46
II	9.56 + 0.51	17.9	42	8.08 + 0.54	20.4	42	9.54 + 0.30	10.6	41	8.62 + 0.50	19.5	42	8.77 + 0.30	12.9	42
III	9.03 + 0.37	13.5	39	7.76 + 0.41	16.3	39	9.49 + 0.38	13.3	38	8.27 + 0.45	18.1	39	8.66 + 0.36	13.7	38
IV	8.86 + 0.48	17.9	37	7.65 + 0.56	23.3	38	8.27 + 0.25	10.2	36	7.82 + 0.51	21.5	36	7.95 + 0.34	14.1	35
V	8.23 + 0.36	14.6	34	6.84 + 0.37	18.2	33	8.14 + 0.26	10.6	28	7.09 + 0.41	19.0	29	7.37 + 0.29	13.3	37
VI	8.21 + 0.40	16.1	29	6.83 + 0.41	19.0	29	8.13 + 0.31	12.7	34	6.71 + 0.34	16.7	34	7.34 + 0.24	11.0	29
VII	6.59 + 0.26	13.2	32	5.76 + 0.33	19.0	22	6.61 + 0.23	11.5	20	6.32 + 0.36	19.0	32	6.48 + 0.28	14.5	32
VIII	6.55 + 0.40	20.5	21	5.61 + 0.27	16.1	32	6.59 + 0.23	12.0	30	5.53 + 0.27	16.1	22	6.21 + 0.21	11.1	23
IX	5.95 + 0.26	14.3	34	5.20 + 0.32	20.4	35	5.94 + 0.20	11.3	34	5.37 + 0.28	17.7	33	5.50 + 0.16	9.8	35
X	5.55 + 0.27	16.2	47	5.01 + 0.32	21.2	47	5.67 + 0.21	12.5	43	4.98 + 0.22	14.7	40	5.47 + 0.18	11.2	48
XI	5.54 + 0.26	15.3	43	4.77 + 0.28	19.6	39	5.56 + 0.23	13.5	38	4.97 + 0.23	15.9	45	5.35 + 0.16	10.3	41
XII	5.52 + 0.16	15.3	38	4.72 + 0.27	19.1	45	5.54 + 0.18	11.2	45	4.96 + 0.24	16.1	48	5.21 + 0.23	14.8	45
XIII	5.51 + 0.26	15.6	45	4.68 + 0.30	21.3	42	5.50 + 0.19	11.3	48	4.90 + 0.20	13.7	46	5.12 + 0.17	10.9	49
XIV	5.34 + 0.21	13.3	50	4.68 + 0.25	17.9	48	5.45 + 0.19	11.7	42	4.87 + 0.23	14.2	43	5.05 + 0.15	10.1	40
XV	5.14 + 0.23	14.8	45	4.62 + 0.26	18.9	43	5.33 + 0.19	11.6	46	4.62 + 0.20	14.7	38	4.81 + 0.22	14.8	45
XVI	5.13 + 0.23	16.4	48	4.52 + 0.25	18.6	50	5.14 + 0.20	12.8	39	4.53 + 0.24	17.7	50	4.80 + 0.13	9.4	48
XVII	5.05 + 0.19	12.7	41	4.18 + 0.23	18.6	41	4.97 + 0.16	11.1	50	4.42 + 0.27	20.1	45	4.80 + 0.22	15.0	42
XVIII	4.76 + 0.26	18.1	44	4.17 + 0.19	15.6	43	4.89 + 0.20	13.3	42	4.20 + 0.15	11.9	42	4.44 + 0.18	13.7	39
XIX	4.73 + 0.17	12.3	39	4.05 + 0.28	23.1	46	4.51 + 0.18	13.5	41	3.87 + 0.20	17.6	43	4.40 + 0.13	9.8	43
Суммарная длина хромосом, мкм	251.169 + 11.19			214.18 + 11.48			251.838 + 8.409			222.66 + 10.55			235.413 + 7.85		
Спутник, мкм	0.95 + 0.05			0.85 + 0.06			0.895 + 0.04			0.87 + 0.05			0.99 + 0.06		
Спутничная нить, мкм	0.49 + 0.15			0.26 + 0.02			0.27 + 0.06			0.26 + 0.04			0.44 + 0.09		

Примечание. $L^a + m$ — абсолютная длина и ошибка средней, мкм; C_v — коэффициент вариации по абсолютной длине, %; I^c — центромерный индекс, %.

ТАБЛИЦА 3

Критерий достоверности различий (td) по абсолютной длине хромосомных пар с близкими значениями центромерного индекса. Достоверные различия отмечены*; $t_{st} > 3$

I^c, %	45	42	39	37	33	29	32	22	34	47	43	38	45	50	45	48	41	44	39	Нить	Спутник	Суммарная длина хромосом
Номер пары	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII	XIX			
Популяции																						
1—2	2.3	2.0	2.3	1.6	2.7	2.4	2.7	1.5	1.8	1.3	2.1	2.3	2.1	2.0	3.1*	1.8	1.3	1.8	1.9	1.5	1.3	2.3
1—3	0.1	0.1	0.9	1.1	0.2	0.2	0.0	0.1	0.1	0.2	0.4	0.1	0.1	0.1	0.3	0.6	0.8	0.8	1.6	1.4	0.9	0.1
1—4	1.8	1.3	1.3	1.5	3.1*	2.0	0.6	2.1	1.5	1.6	1.9	2.0	1.5	1.5	2.1	1.8	3.5*	2.7	0.4	1.4	1.1	1.3
1—5	1.0	1.3	0.7	2.7	0.6	1.9	0.3	0.8	1.5	0.3	0.6	2.1	0.9	0.8	1.0	1.3	0.9	1.2	1.2	0.3	0.5	1.2
2—3	2.8	2.4	3.1*	1.0	2.7	2.7	2.8	2.1	2.0	1.3	2.7	2.2	2.6	2.1	2.5	1.5	2.6	1.3	3.2*	0.1	0.6	2.6
2—4	0.5	0.7	0.8	0.2	0.3	0.3	1.6	0.5	0.4	0.1	0.5	0.6	0.7	0.7	1.0	0.0	1.4	1.1	1.5	0.0	0.5	0.5
2—5	1.6	1.1	1.6	0.4	2.2	1.1	2.2	1.2	0.8	1.2	2.0	0.9	1.4	1.5	2.1	1.0	0.5	1.0	0.9	2.0	1.8	1.5
3—4	2.1	1.6	2.1	0.8	3.1*	2.1	0.6	3.1*	1.7	1.7	2.6	1.8	2.0	1.5	1.4	1.5	5.2*	2.4	1.9	0.1	0.4	2.2
3—5	1.1	1.7	1.6	2.4	0.4	2.3	0.4	1.3	1.7	0.1	1.2	1.9	1.1	0.8	0.3	0.8	2.2	0.5	2.6	1.2	1.4	1.4
4—5	1.1	0.3	0.7	0.8	2.6	0.5	0.3	2.0	0.4	1.7	1.7	0.3	0.7	0.9	1.1	1.0	2.2	2.2	0.7	1.8	1.5	1.0

Примечание. I—XIX — нумерация хромосомных пар дана по популяции 1, I^c — среднее значение центромерного индекса пары.

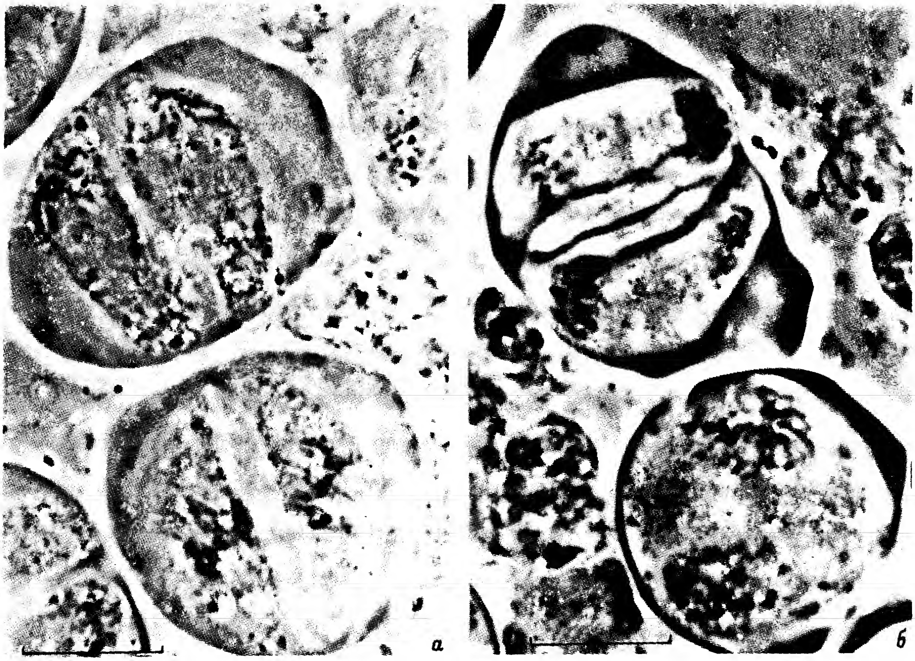


Рис. 5. Асинхронность мейоза в одном пыльнике у растений популяции 1.
а — анафаза II — метафаза II; *б* — анафаза I — анафаза II. Масштабная линейка — 10 мкм.

никах наружного круга и метафаза — телофаза II во внутреннем круге; тетрады внешнего и метафаза — анафаза I внутреннего или профаза I внутреннего круга в сочетании с метафазой I во внешнем круге. Реже тетрады в пыльниках внешнего круга сочетаются с профазой I в пыльниках внутреннего круга. В пределах одного пыльника асинхронность связана с разным развитием гнезд. Одно гнездо как бы ненадолго запаздывает. Поэтому асинхронность в пределах одного пыльника чаще наблюдается для самых коротких фаз мейоза: метафаза I — анафаза I, профаза II — метафаза II, метафаза II — анафаза II, анафаза II — телофаза II (рис. 5). Однако встречаются сочетания анафазы I и профазы II, метафазы I и метафазы II, анафазы I и метафазы II, анафазы I и анафазы II, профазы I и анафазы I. Замедление мейоза в этих случаях может быть связано с внешними воздействиями: поражением грибами, которое наблюдалось во всех трех популяциях, ходом дневных и ночных температур и т. д.

В норме у ландыша во всех трех популяциях в метафазе I образуется 19_{II} бивалентов (рис. 6). Однако в ходе исследования были отмечены такие аномалии мейоза, как микроядра в материнских клетках микроспор, неравное расхождение хромосом в анафазе I, мосты в анафазе I и в анафазе II, клетки с 17_{II}, униваленты (см. таблицу-вклейку). Отмеченные нарушения встречались с невысокой частотой (10^{-3}—10^{-4}), однако все они снижают фертильность и могут быть одной из причин низкого коэффициента семенного размножения. В целом во всех изученных популяциях мейоз идет достаточно правильно.

Обсуждение

Изучение 5 подмосковных популяций *C. majalis* показало достаточную консервативность и устойчивость кариотипов. В целом кариотипы подмосковных ландышей характеризуются высокой степенью симметрии и значительной суммарной длиной хромосом. Высокая степень симметрии кариотипа указывает на его древнее проис-

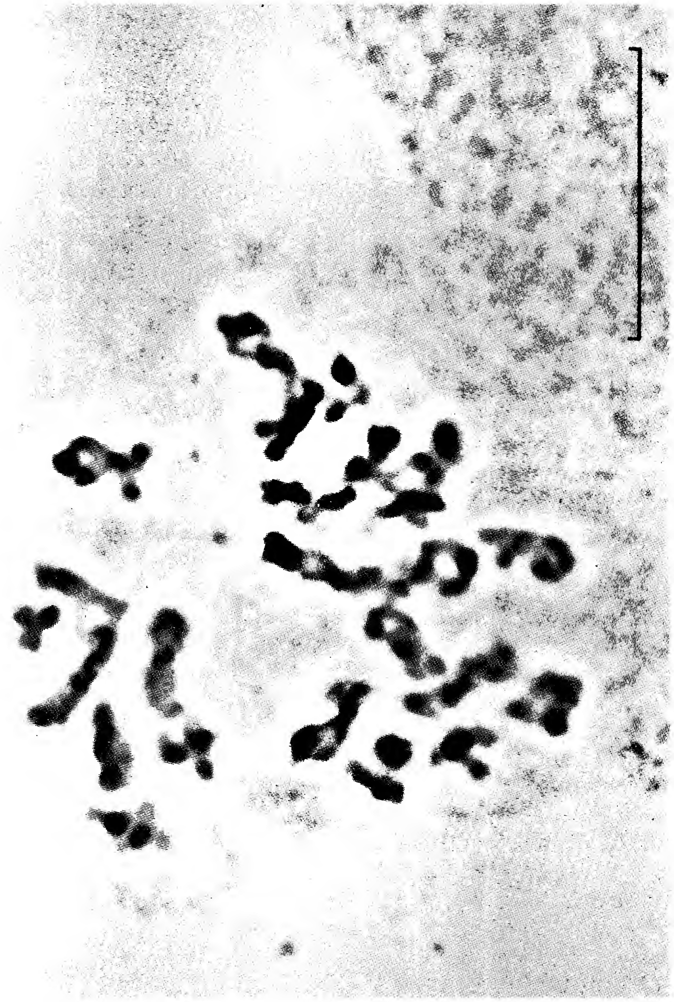


Рис. 6. Метафаза I в материнских клетках спор, 19 бивалентов.
Масштабная линейка — 10 мкм.

хождение (Левитский, 1931; Stebbins, 1971). Значительный объем генома говорит о наличии в нем большого числа часто повторяющихся последовательностей ДНК, что характерно для однодольных растений (Wenzel, Hemleben, 1982). Однако наличие статистически достоверных различий только между некоторыми парами хромосом разных популяций (табл. 3) свидетельствует о том, что эволюция кариотипа ландыша в Подмосковье в настоящее время идет по пути генных мутаций. Это подтверждается следующими фактами. Кариотип подмосковных ландышей практически не отличается от кариотипа ландышей Березинского государственного заповедника (Дмитриева, Парфенов, 1991). Кариотип ландыша слабо изменяется даже в пределах рода (Noda, Zhu, 1996). Большинство известных сортов ландыша являются диплоидными ($2n = 38$) (Понерт, 1968; Матвеева, 1980). Тетраплоидные сорта малочисленны; их происхождение неизвестно (Reimann-Philipp, 1956; Матвеева, 1980). Попытки экспериментального получения полиплоидов ландыша оказались неудачными (Reimann-Philipp, 1956). В то же время между диплоидными сортами ландыша обнаружен высокий полиморфизм по ряду ферментных систем (Verron, Le Nard, 1993). Все эти данные подтверждают гипотезу о преимущественной эволюции генома ландыша в природе за счет генных мутаций. Такой тип изменчивости не совсем характерен для однодольных, которым свойственна полиплоидия (Wenzel, Hemleben, 1982). Возможно, это связано с тем, что ландыш уже является древним полиплоидом (Матвеева, 1980). На древнее полиплоидное происхождение ландыша указывает довольно высокое число хромосом (2n = 38). Однако в наше время ландыш ведет себя как функциональный диплоид, образуя в мейозе 19 бивалентов (рис. 6) (Понерт, 1968; Матвеева, 1980). О том, что процесс диплоидизации давно завершен, говорит наличие в кариотипе ландыша только одной пары спутничных хромосом, а также то, что не было выявлено ядер с числом ядрышек больше двух. Аналогичные данные о числе ядрышек в интерфазных ядрах приводятся и для *Convallaria keiskei* (Noda, Zhu, 1996). Таким образом, у ландыша в настоящее время активна только одна пара ядрышкообразующих районов спутничных хромосом. Гены рибосомной ДНК другой пары предковых спутничных хромосом либо не активны, либо утрачены. Первое более вероятно, так как в работе Д. И. Гочу с соавт. (1977) приводятся сведения о кариотипе ландыша с двумя парами спутничных хромосом и тремя парами хромосом со вторичными перетяжками. По-видимому, в этом случае произошла активация ранее супрессированных ядрышкообразующих районов. Однако необходимо отметить, что эти данные получены при анализе одной метафазной пластинки с 2n = 42.

Спутничные хромосомы считаются самыми изменчивыми хромосомами набора, их полиморфизм является основой экологической пластичности видов (Калашник, Преснухина, 1991; Вахтина, 1992). Для ландыша ранее был отмечен полиморфизм спутничных хромосом. Однако речь шла либо об изменении их числа (Гочу и др., 1977), либо о варьировании величины спутника (Дмитриева, Парфенов, 1991). Полиморфизм длин спутничных нитей у ландыша показан впервые. Различия в длине спутничных нитей обычно объясняют либо микроделециями в области ядрышкообразующих районов, либо способом конденсации хроматина (Дмитриева, Парфенов, 1991). Морфологически участок спутничной нити является тандемным кластером генов рибосомной ДНК 18-S; 5.8-S и 28-S. В неблагоприятных условиях среды нить спутника удлиняется (Калашник, Преснухина, 1991), что обусловлено включением дополнительных копий генов рибосомной ДНК. Известно, что при благоприятных условиях число копий рибосомной ДНК сокращается в 5 раз и более (May, 1998). Соответственно резко уменьшается длина ядрышкообразующего района (Yamamoto, Mukai, 1998). Исходя из этого, можно предположить, что растения популяций 1 и 5 находятся в менее благоприятных условиях среды. Это приводит к включению дополнительных копий генов рибосомной ДНК и морфологически выражается в увеличении длины спутничных нитей.

Длина генома также может изменяться под действием факторов окружающей среды. Имеются данные о том, что увеличение генома связано с экстремальными условиями обитания (Калашник, Преснухина, 1991). Поэтому вполне вероятно, что полученный нами ряд (рис. 4) является отражением оптимальности условий произрастания разных популяций. В этом случае биоценозы 1, 3, 5 следует признать наименее благоприятными для ландыша. Популяции 1 и 3, характеризующиеся максимальной длиной генома, произрастают в условиях сильной антропогенной нагрузки. Растения со средней длиной генома (5) собраны в ельнике травяном, а ель отрицательно влияет на обилие и жизненность ландыша (Понерт, 1968). Растения популяций 2 и 4 собраны в смешанных лесах, подверженных умеренной рекреационной нагрузке, с преобладанием березы. Эти биоценозы, по-видимому, являются наиболее благоприятными для ландыша, что отчасти подтверждается геоботаническими исследованиями этого вида в Верхневолжье (Бангура, 1985). Однако для окончательного решения этого вопроса требуются дополнительные исследования.

В корневой меристеме растений из популяций 1 и 5 были обнаружены клетки с числом хромосом 2n = 19, 34, 76 (рис. 1). Полученные данные подтверждают вывод о наличии миксоплоидии в природных популяциях ландыша, сделанный на основании сопоставления литературных данных о хромосомных числах этого вида (Матвеева, 1980). Поскольку ландыш размножается преимущественно вегетативно, миксоплоидия может быть дополнительным источником изменчивости в популяциях.

Выводы

1. Во всех изученных популяциях ландыша диплоидное число хромосом $2n = 38$, кариотип характеризуется высокой степенью симметрии, значительной длиной генома и является достаточно консервативным: $K = 2n = 38 = 2(13m + 5sm + 1sa^{st})$.

2. Полиморфизм природных популяций по длине спутничных нитей и длине генома носит адаптивный характер и соответствует различным условиям произрастания.

3. *C. majalis* в Подмосковье свойственна миксоплоидия, которая, учитывая преимущественно вегетативное размножение этого вида, может служить источником дополнительной генетической изменчивости.

4. Микроспорогенез у ландыша идет асинхронно во всех изученных популяциях. Асинхронность мейоза в разных пыльниках одного бутона связана с развитием пыльника в онтогенезе. В мейозе образуется 19 бивалентов.

5. На современном этапе микроэволюции наиболее распространенный механизм изменчивости генома ландыша в природе — генные мутации. Перестройки в отдельных парах хромосом встречаются редко.

Авторы выражают благодарность Н. В. Цесарской за постоянную поддержку исследований и проф. М. Г. Пименову за помощь в подготовке рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянова В. А., Александрова И. В., Быков В. А., Клицов С. В. Цитогенетическая характеристика каллусной и суспензионной культуры ткани ландыша майского // Тр. науч.-исслед. и науч.-метод. центра биомед. технологий ВИЛАР. М., 1997. Вып. 8. С. 34—41.

Бангура Р. Динамика популяций ландыша майского в Верхневолжье: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 18 с.

Вахтина С. А. Спутничные хромосомы в кариотипах рода *Allium* // III совещ. по кариологии растений. СПб., 1992. С. 13—15.

Гочу Д. И., Чеботарь А. А., Челак В. Р. и др. Кариология однодольных Молдавии. Кишинев, 1977. С. 32—34.

Дмитриева С. А., Парфенов В. И. Кариология флоры как основа цитогенетического мониторинга. Минск, 1991. 250 с.

Животенко Л. Ф. Состояние и возрастная структура ценопопуляций ландыша майского в предгорном Крыму // Актуальные вопросы экологии, охраны природы экосистем Черноморского побережья. Краснодар, 1991. Ч. 1. С. 53—54.

Калашник Н. А., Преснухина Н. П. Популяционная изменчивость сосны обыкновенной в Башкирии // Цитогенетика. 1991. Т. 25. № 3. С. 12—18.

Комиссаренко Н. Ф., Ступакова Э. Ф. Род *Convallaria*, его химический состав и лекарственное значение // Раст. ресурсы. 1989. Т. 25. Вып. 3. С. 453—469.

Левитский Г. А. Морфология хромосом // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1931. Т. 27. № 1. С. 19—174.

Матвеева Т. С. Полиплоидные декоративные растения. Л., 1980. 220 с.

Понерт Й. Биосистематическая монография рода *Convallaria* L. s. str.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1968. 23 с.

Турков В. Д., Гужов Д. Л., Шелепина Г. А. и др. Хромосомные исследования растений в проблемах селекций, клеточной инженерии и цитогенетического мониторинга. М., 1988. 30 с.

Хромосомные числа цветковых растений. Л., 1969. 925 с.

Черных Н. А. Сравнительное морфологическое и хемотаксономическое изучение ландышей СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Харьков, 1974. 19 с.

Bleier W., Kaiser S., Kubelka W., Wichtl M. Beziehungen zwischen Standort und Glycoside-Zusammensetzung bei *Convallaria majalis* L. // Pharmac. Acta Helv. 1962. Bd 42. H. 7. S. 1365—1370.

Levan A., Fiedga K., Sadberg K. Nomenclature for centromeric position on chromosomes // Hereditas. 1964. Vol. 52. N 2. P. 201—220.

May C. E. Selection for ribosomal-RNA gene numbers in commercial wheats // Proc. 9th Int. Wheat Genetics Symp. (Saskatoon, Canada, 2—7 Aug. 1998). Vol. 1: Keynote addresses and oral presentations. P. 95—98.

Noda S., Zhu Y. C. Cytogenetics of *Liliaceae* in East Asia. II: External morphology, karyotype and reciprocal translocation of *Convallaria keiskei* in North-East District of China // Kromosomo. 1996. Vol. 2. N 83—84. P. 2909—2919.

Reimann-Philipp R. Die Erzeugung polyploider Formen von *Convallaria majalis* sowie einige Beobachtungen über die Wirkung der Maiblumen Glycoside auf die Mitose // Zeitschr. Pflanzenzücht. 1956. Bd 36. H. 3. S. 289—304.

Stebbins G. L. Chromosomal evolution in higher plants. London, 1971. 216 p.

Verron P., Le Nard M. Characterization of 5 improved varieties and one wild accession of Lily of the Valley (*Convallaria majalis* L.) by isozyme analysis and assessment of genetic distances // Euphytica. 1993. Vol. 70. N 1—2. P. 21—26.

Wenzel W., Hemleben V. A comparative study of genomes in Angiosperms // Plant. Syst. Evol. 1982. Vol. 139. N 3—4. P. 209—227.

Yamamoto M., Mukai Y. High-resolution mapping in wheat and rye by FISH on extended DNA fibers // Proc. 9th Int. Wheat Genetics Symp. (Saskatoon, Canada, 2—7 Aug. 1998). Vol. 1: Keynote addresses and oral presentations. P. 12—16.

ВНИИ сельскохозяйственной
биотехнологии РАСХН
Москва

Получено 30 IX 1998

SUMMARY

The karyological investigations were carried out in 5 populations of *Convallaria majalis* in Moscow vicinity. In some of them meiosis studied. Karyotypes and idiograms were made for each population. The karyotype structure in all populations can be described by the following formula: $K = 2n = 38 = 2(13m + 5sm + 1sa^{st})$. The reliable differences were revealed between some pairs of chromosomes in 4 populations. Heteromorphic satellite chromosomes within the karyotype and polymorphism of nucleolar organizer region's length between populations were found. In 2 populations the mixoploidy was revealed. According to our data, it can be assumed that nowadays the main way of *Convallaria's* genome evolution is gene mutations.

УДК 582.998.4(571.6) : 581.47

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 12

© Е. В. Зарембо, Э. В. Бойко

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ СЕМЯНОК ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ВИДОВ РОДА *SONCHUS* (*ASTERACEAE*)

E. V. ZAREMBO, E. V. BOIKO. MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL STRUCTURE OF THE ACHENES IN THE FAR EASTERN SPECIES OF *SONCHUS* (*ASTERACEAE*)

Исследовано морфолого-анатомическое строение семянок 4 дальневосточных видов рода *Sonchus* (триба *Lactuceae*): *S. arenicola*, *S. arvensis*, *S. asper*, *S. oleraceus*. Обсуждается значение этих признаков при изучении таксономии рода.

Ключевые слова: *Asteraceae*, *Sonchus*, семянка, морфология, ультраскульптура, анатомия.

В литературе о флоре Дальнего Востока России и в публикациях по таксономии сем. *Asteraceae* нет единого мнения в отношении видового состава рода *Sonchus* L. (триба *Lactuceae*). Во «Флоре Маньчжурии» В. Л. Комаров (1907) приводит 2 вида: *S. arvensis* L. и *S. oleraceus* L. — и отмечает, что эти виды являются заносными и их родину трудно определить. Позже В. Л. Комаров и Е. Н. Клобукова-Алисова (1932) указывают для Дальнего Востока еще 2 вида: *S. brachyotus* DC. и *S. asper* (L.) Hill. В. Н. Ворошилов (1965) описал новый дальневосточный вид *S. arenicola* Worosch., а для всего российского Дальнего Востока он указал 5 видов: *S. oleraceus*, *S. arenicola*, *S. arvensis*, *S. asper*, *S. brachyotus* (Ворошилов, 1966). Однако позднее Ворошилов (1982) упоминает только 3 вида: *S. arvensis*, *S. oleraceus* и *S. asper*, а *S. arenicola* и *S. brachyotus* рассматривает как подвиды *S. arvensis*. В сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» В. Ю. Баркалов (1992) к роду *Sonchus* относит 4 вида: *S. arvensis*, *S. oleraceus*, *S. asper*, *S. arenicola* — и отмечает также, что цельнолистные формы *S. arenicola* и *S. arvensis* ошибочно считались *S. brachyotus*.

Во «Флоре СССР» (Кирпичников, 1964) все виды осотов принадлежат одной секции *Sonchus* и разделены на 4 ряда. Дальневосточные виды относятся к 2 рядам: ряд *Arvensis* Schchian (*S. arvensis*) и ряд *Oleracei* Kirp. (*S. oleraceus*, *S. asper*). В работе L. Boulos (1972) дальневосточные виды отнесены к 3 секциям подрода *Sonchus*: секция *Sonchus* (*S. oleraceus*), секция *Asperi* Boulos (*S. asper*), секция *Arvensis* (Kirp.) Boulos (*S. arvensis*). Следует отметить, что представления о видовом составе рода *Sonchus* на Дальнем Востоке базируются на данных морфологии вегетативных и генеративных частей растений, а такие важные для систематики этого семейства признаки, как анатомия плода и ультраскульптура его поверхности, оставались вне поля зрения исследователей.

В систематике рода *Sonchus* большую роль играют морфологические особенности семянок, которые использовались при характеристике рода и составлении ключей для определения видов (Hoffmann, 1894; Комаров, Клобукова-Алисова, 1932). Монограф рода L. Boulos (1960, 1972) отмечал, что такие признаки, как форма, соотношение длины и ширины семянки, количество ребер, характер поверхности, строение хохолка являются наиболее таксономически ценными, так как позволяют отличать даже близкородственные виды. Сведений об анатомической структуре семянок видов рода *Sonchus* в литературе очень мало. P. Lavialle (1912) исследовал семянки *S. oleraceus* на продольных и поперечных срезах. A. Pandey с соавт. (1978) приводит данные по морфолого-анатомической структуре семянок *S. palustris* L.

Задачей данной работы является изучение морфолого-анатомического строения и ультраскульптуры поверхности семянок дальневосточных представителей рода *Sonchus* с целью выявления диагностических признаков и их использования для уточнения систематики этого рода.

Материал и методика

Исследованы морфология и анатомия плодов 4 видов: *S. arenicola*, *S. arvensis*, *S. asper*, *S. oleraceus*. Гербарий и семянки видов рода *Sonchus* собраны в течение 1993—1995 гг. в г. Владивостоке и его окрестностях, использованы также образцы растений, хранящиеся в гербарии Тихоокеанского института биоорганической химии ДВО РАН (ТИБОХ). Анатомическое строение исследовали на поперечных и продольных срезах в средней части семянок с помощью микроскопа Amplival. Сухие семянки предварительно размягчали в смеси глицерина, спирта и воды (1 : 1 : 1), а затем готовили срезы от руки с помощью безопасной бритвы. Срезы окрашивали метиленовым синим и эозином. Рисунки выполняли с помощью рисовального аппарата РА-7. Поверхность семянок исследовали с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) JSM-U3 при увеличении в 300 и 1000 раз, объекты готовили по общепринятой методике.

Список изученных образцов (образцы хранятся в гербарии ТИБОХ ДВО РАН): *S. oleraceus* L., Приморский край, г. Владивосток, по рудеральным местам, 20 VIII 1995, Е. В. Зарембо; *S. arvensis* L. Приморский край, г. Владивосток, ст. Санаторная, у дороги, 17 VIII 1994, Е. В. Зарембо; *S. arenicola* Worosch., Приморский край, Хасанский р-н, с. Андреевка, морской берег, 10 VIII 1974, Э. В. Бойко; *S. asper* (L.) Hill., Хабаровский край, пос. Пашково, р. Мутная, луг, 17 IX 1976, Э. В. Бойко.

Результаты исследования и их обсуждение

Сравнительное изучение морфолого-анатомического строения и ультраскульптуры поверхности семянок дальневосточных представителей рода *Sonchus* выявило единый план строения перикарпия и семенной кожуры. Форма и структура семянок исследованных представителей рода характеризуются рядом общих морфологических и анатомических признаков (табл. 1, 2).

ТАБЛИЦА 1

Морфологические признаки семянок видов рода *Sonchus*

Вид	Размер семянок, мм		Число ребер на плоской стороне	Форма семянок		Характер поверхности	
	длина	ширина		на поперечном срезе	на продольном срезе	увел. × 7 (бинокуляр)	увел. × 1000 (СЭМ)
S. arenicola	2.5—3.5	0.6—1.0	5	Продолговато-эллиптическая	Продолговато-эллиптическая	Гладкая	Короткоячеистая
S. arvensis	2.0—2.5	0.5—0.8	5	То же	То же	»	Прямоугольно-ячеистая
S. asper	2.5—3.5	1.0—1.3	3	Линзовидная	Обратнояйцевидная	»	Короткоячеистая
S. oleraceus	2.5—3.0	0.6—1.2	5	Эллипсовидная, асиметрично сжатая с боков	Продолговато-обратнояйцевидная	Поперечно-морщинистая	Длинноячеистая с шипиковидными выростами

ТАБЛИЦА 2

Анатомические признаки семянок видов рода *Sonchus*

Вид	Толщина перикарпия, мм		Высота гидроцитов, мм	Форма гидроцитов, мм	Характер расположения склеренхимы		Число рядов клеток склеренхимы	
	в ребрах	между ребрами			в виде тяжей	в виде кольца	в ребрах	между ребрами
S. arenicola	0.08—0.09	0.03—0.04	0.005—0.02	Округло-овальная	+	—	5—9	1—2
S. arvensis	0.075—0.090	0.040—0.045	0.0075—0.02	То же	+	—	5—9	1—2
S. asper	0.03—0.04	0.015—0.025	0.0075—0.01	Полулунная	—	+	5—8	1—2
S. oleraceus	0.055	0.035	0.01—0.025	Овальная	—	+	9—12	2—4

Примечание. «+» — наличие признака, «—» — отсутствие признака.

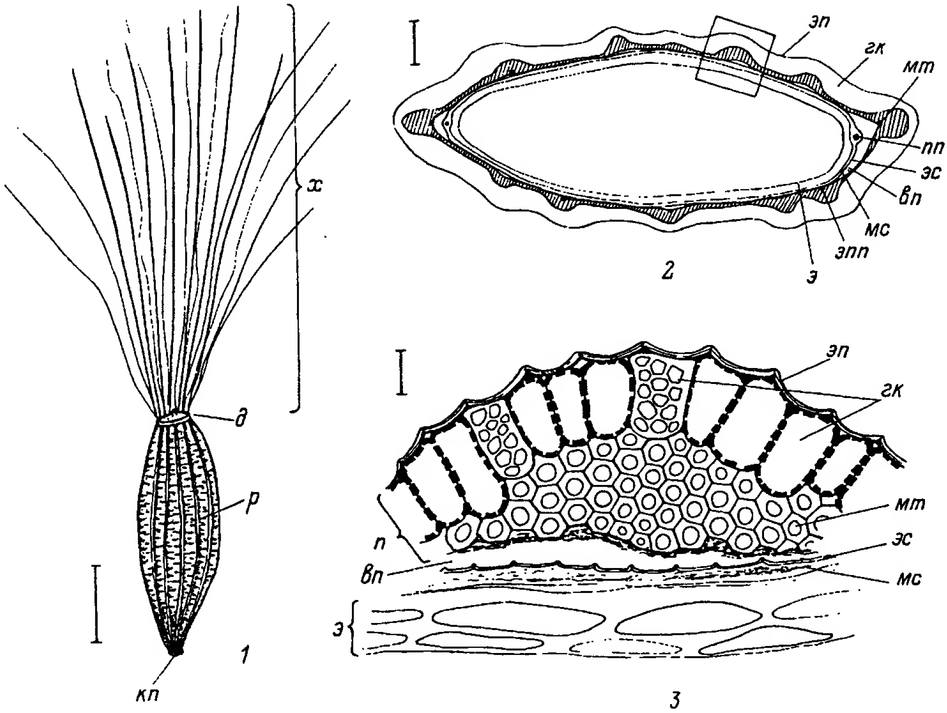


Рис. 1. *Sonchus oleraceus.*

1 — внешний вид, *2* — схема поперечного среза семянки, *3* — деталь анатомического строения семянки в области бокового ребра плоской стороны семянки. *вп* — воздушная полость, *гк* — гидроцитные клетки, *д* — диск семянки, *кп* — карпоподиум, *мс* — мезотеста, *мт* — механическая ткань (склеренхима), *п* — перикарпий, *пп* — проводящий пучок семенной кожуры, *р* — ребро, *х* — хохолок, *э* — эндосперм, *эп* — эпидерма перикарпия, *эпп* — элементы проводящего пучка, *эс* — экзотеста. Масштабная линейка: *1* — 1 мм, 2 — 0.1 мм, 3 — 0.01 мм.

Семянки от 2 (*S. arvensis*, *S. arenicola*) до 3.5 (*S. asper*) мм дл., от 0.5 (*S. arvensis*) до 1.3 (*S. asper*) мм шир., на продольном срезе продолговато-эллиптической (*S. arvensis. S. arenicola*), продолговато-обратнояйцевидной (*S. oleraceus*) или обратнояйцевидной (*S. asper*) формы, без носика (рис. 1, *1*—4, *1*). На поперечном срезе продолговато-эллиптической (*S. arvensis*, *S. arenicola*), эллипсовидной, асимметрично сжатой с боков (*S. oleraceus*), линзовидной (*S. asper*) формы, с 5 (*S. arvensis*, *S. arenicola*, *S. oleraceus*) или с 3 (*S. asper*) ребрами на каждой плоской стороне и 2 более крупными боковыми ребрами, которые располагаются друг против друга (рис. 1, 2—4, 2). Семянки голые, гладкие или поперечно-морщинистые (бинокуляр, увел. × 7), от светло-коричневых до темно-бурых. Хохолок 7—12 мм дл., неопадающий, белый, иногда в основании желтоватый, состоит из волосков и щетинок. Волоски слабо перистые, ломкие, тонкие, извилистые, заканчиваются 4—6 клетками. Щетинки более толстые, прямые, заканчиваются 2 заостренными клетками. Щетинки и волоски спаяны в однорядное кольцо.

Ультраскульптура поверхности семянок осотов (СЭМ) обусловлена строением эпидермы перикарпия. Субэпидермальные слои клеток не оказывают существенного влияния на скульптуру. Клетки эпидермы перикарпия вытянуты вдоль оси семянки. Выступающие над поверхностью семянки антиклинальные стенки (АС) клеток равномерно (*S. oleraceus*, *S. arvensis*, *S. arenicola*) или четковидно (*S. asper*) утолщены, прямые, их наружные периклинальные стенки (НПС) тонкие, полностью западают в полость клетки, в результате этого поверхность семянок ячеистая, ячеи прямоугольные, со сглаженными углами. Кутикула тонкая и гладкая, лишь изредка выявляются восковые чешуйки (см. таблицу-вклейку). Данные ультраскульптуры поверхности

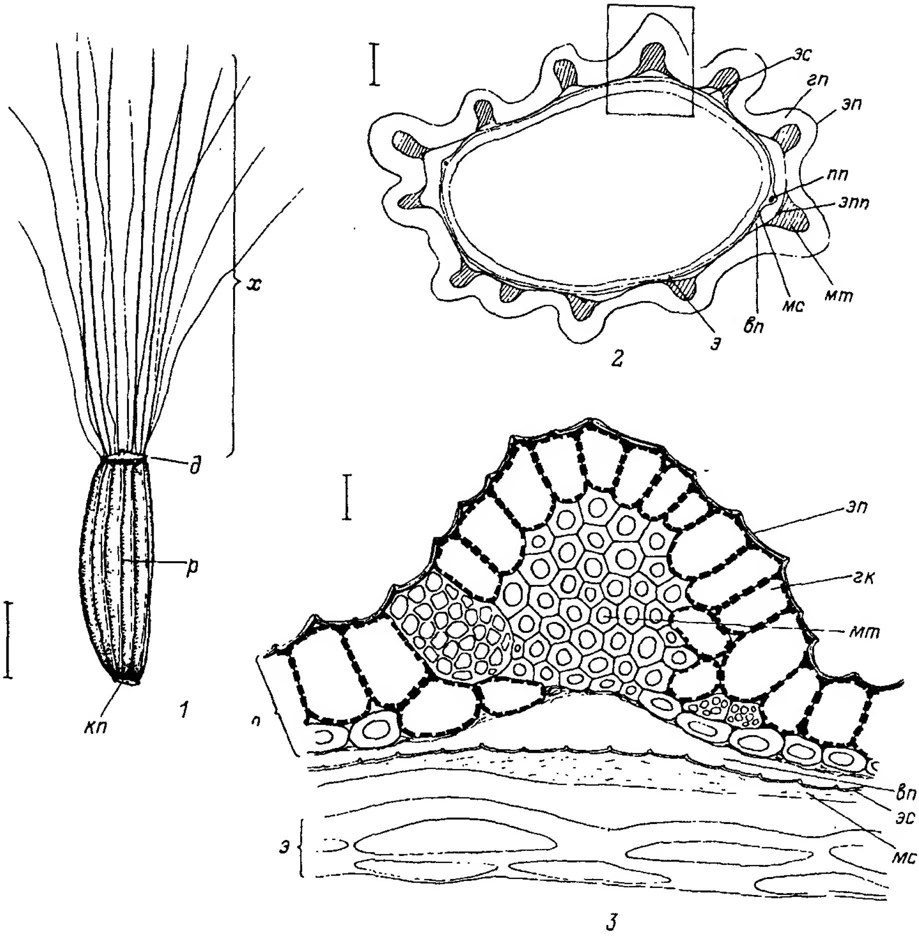


Рис. 2. *Sonchus arenicola.*

Обозначения те же, что и на рис. 1.

семянок помогают выявить и объяснить особенности анатомического строения клеток эпидермы перикарпия.

Перикарпий хорошо развит и выполняет основную функцию защиты семени. На поперечном срезе толщина перикарпия в ребрах от 0.03 (*S. asper*) до 0.09 (*S. arenicola*) мм, в межреберных участках от 0.015 (*S. asper*) до 0.045 (*S. arvensis*) мм. Экзокарпий сложен одним рядом эпидермальных клеток, у которых АС и внутренние периклинальные стенки (ВПС) равномерно утолщены. НПС эпидермальных клеток не утолщены, вогнуты, полости клеток не просматриваются. Мезокарпий дифференцирован на гидроцитную, механическую и паренхимную ткани. Гидроциты с сетчатой поровостью ориентированы в радиальном или тангенциальном направлениях, в ребрах расположены в 1—2 ряда, в межреберных участках — в 1—2(3) ряда. Механическая ткань из мелких склеренхимных клеток округлой формы, 0.0025—0.01 мм в диам., образует сплошное кольцо (*S. asper*, *S. oleraceus*) или отдельные тяжи (*S. arvensis*, *S. arenicola*). В области ребер в механической ткани кое-где находятся остатки проводящих пучков, их количество варьирует от 5 до 10. Величина, форма и топография проводящих пучков в перикарпии не являются специфическими признаками для разграничения исследованных видов. Паренхимная ткань разрушена и представлена обрывками клеток.

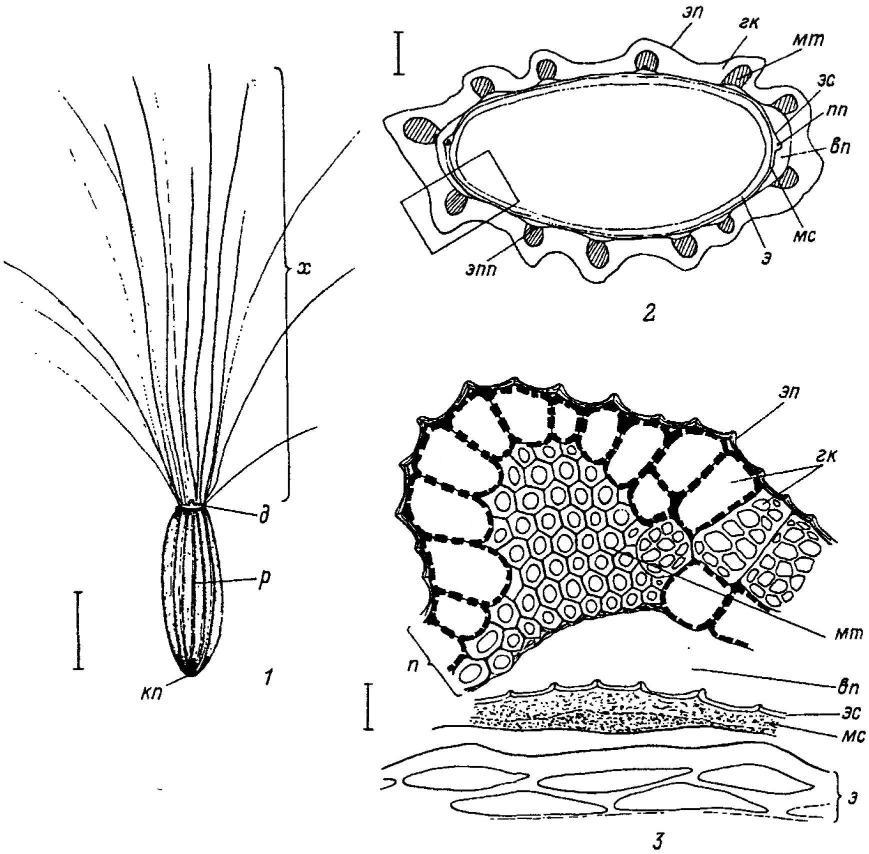


Рис. 3. *Sonchus arvensis*.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Семенная кожура формируется из единственного интегумента. В зрелом семени она очень тонкая и представлена единственным сохранившимся рядом клеток наружной эпидермы, вытянутых в тангенциальном направлении, их антиклинальные и внутренние периклинальные стенки слабо утолщены. Клетки мезотесты облитерированы. Ближе к периферии мезотесты проходит единственный проводящий пучок, который почти полностью охватывает семя. По строению эпидермы семенной кожуры и мезотесты исследованные виды не различаются (рис. 1—4).

Проведенные исследования позволили выявить ряд видоспецифических признаков.

Так, отличительным признаком семянок *S. oleraceus* типового вида рода является то, что ультраскульптура поверхности перикарпия длинноячеистая, с равномерно утолщенными АС, округло-треугольный апикальный конец клетки направлен к вершине семянки, приподнят над ее поверхностью и образует шипиковидный вырост (в образовании выроста принимают участие как НПС, так и ВПС) (см. таблицу-вклейку), т. е. поверхность длинноячеистая шипиковидная. Ряды шипиковидных выростов создают поперечную морщинистость. Приподнятые концы эпидермальных клеток придают шершавость и поперечную морщинистость семянкам, что (по результатам наших исследований) характерно для большей части видов, относящихся к трибе *Lactuceae*. Толщина перикарпия на поперечном срезе *S. oleraceus* (рис. 1, *3*) в ребрах 0.05, между ребрами 0.035 мм. НПС эпидермальных клеток экзокарпия вогнуты, и полости клеток не просматриваются. Гидроциты крупные, 0.01—0.025 мм выс., в

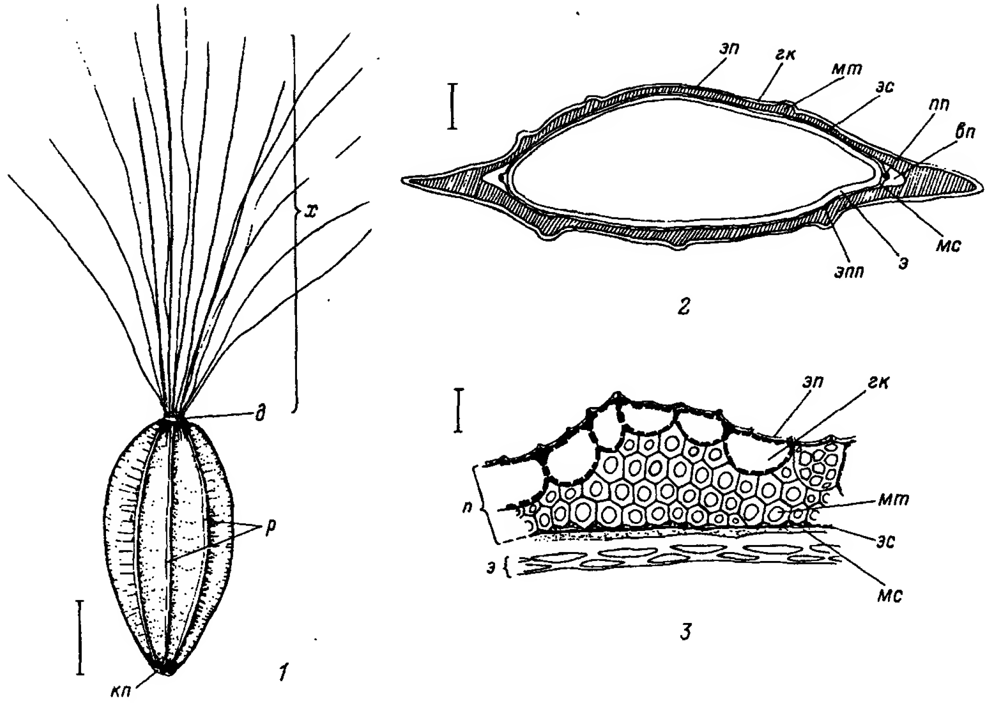


Рис. 4. *Sonchus asper.*
Обозначения те же, что и на рис. 1.

ребрах расположены в 1—2 ряда, в межреберных участках более мелкие, в 2—4 ряда. Механическая ткань имеет вид кольца, прерываемого в некоторых участках гидроцитами; клетки склеренхимы в крупных ребрах состоят из 9—12 рядов, в мелких из 5—6, иногда из 10 рядов клеток, в межреберных участках из 1—2 рядов (рис. 1, *3*).

Семянки *S. arvensis* и *S. arenicola* весьма схожи. Семянки гладкие (бинокуляр), ультраскульптура поверхности клеток перикарпия короткоячеистая, АС равномерно утолщены (см. таблицу-вклейку). Толщина перикарпия в ребрах 0.075—0.09, между ребрами 0.03—0.045 мм. Полости эпидермальных клеток экзокарпия не выражены. Гидроциты *S. arenicola* и *S. arvensis* 0.005—0.01 мм выс. в ребрах, в межреберных участках до 0.025 мм, расположены в ребрах в 3—4 ряда, в межреберных участках в 1, реже в 2 ряда (рис. 2, *3*; 3, *3*). Склеренхимная ткань развивается только в ребрах и представлена 5 (по количеству ребер) отдельными тяжами на каждой плоской стороне семянки и 2 более крупными — в области боковых ребер. Клетки склеренхимной ткани в каждом тяже состоят из 5—9 рядов клеток.

Значительное сходство семянок *S. arvensis* и *S. arenicola* подтверждает обоснованность включения *S. arenicola* в состав *S. arvensis* (Ворошилов, 1982), а наблюдаемые различия в строении семянок, а также в высоте растений, ширине листочков обертки, рассеченности прикорневых и стеблевых листьев обусловлены модификационной изменчивостью вида.

Семянки *S. asper* 2.5—3.5 мм дл., 1.0—1.3 мм шир., линзовидные, почти плоские, с 3 нитевидными ребрышками на каждой плоской стороне и 2 боковыми крыловидными заостренными ребрами, голые (бинокуляр). Поверхность семянок *S. asper* прямоугольно-ячеистая, с четковидно утолщенными выступающими АС эпидермальных клеток (см. таблицу-вклейку). Покровы семянки очень тонкие, толщина перикарпия в области ребра 0.03—0.04, в межреберном участке 0.015—0.025 мм. НПС эпидермальных клеток экзокарпия вогнуты, и полости клеток не просматриваются. Гидроциты крупные (0.0075—0.01 мм выс.) полулунной формы, вытянуты в тангенциальном направлении, расположены в 1 (в ребрах иногда в 2) ряда. Механическая ткань мезокарпия состоит из мелких склеренхимных клеток (высота клеток 0.0075—0.01 мм), которые формируют сплошное кольцо. В ребрах механическая ткань состоит из 5—8 рядов клеток, в межреберных участках — из 1, реже 2 рядов (рис. 4, *3*).

Заключение

Нами выявлены дополнительные диагностические признаки морфологического строения плодов представителей рода *Sonchus*: 1) характер ультраскульптуры семянки, 2) толщина перикарпия, 3) строение и размер эпидермальных клеток перикарпия, 4) характер расположения клеток гидроцитной ткани, 5) характер расположения механической ткани, 6) количество рядов склеренхимных клеток в ребрах и межреберных участках (табл. 1, 2).

Семенная кожура у всех исследованных видов одинакова и не является таксономически значимым признаком для данной группы.

Выявленное значительное сходство семянок *S. arvensis* и *S. arenicola* подтверждает обоснованность отнесения *S. arenicola* в синонимы *S. arvensis*. В то же время значительные морфолого-анатомические различия в строении семянок исследованных видов *Sonchus* свидетельствуют в пользу точки зрения Boulos (1972) о принадлежности *S. arvensis*, *S. oleraceus* и *S. asper* к разным секциям.

По мнению некоторых авторов (Кожанчиков, 1975; Кульбаева, 1992), эволюционный процесс в семействах *Saxifragaceae* и *Caryophyllaceae* происходил в направлении появления уплощенных, окрыленных плодов, а также увеличения их поверхности в результате образования разнообразных выростов. Для эволюционно более продвинутых таксонов характерна тенденция к сокращению числа слоев клеток, слагающих перикарпий, и бóльшая дифференциации его на ткани, а также возникновение специализированных структур, таких как гидроцитная ткань, эфирномасличные каналы и т. д. (Александров, Савченко, 1947; Чернева, Шурухина, 1979).

При рассмотрении с этих позиций морфологической и анатомической структуры семянок выявлено, что для исследованных видов характерно сочетание как примитивных, так и эволюционных более продвинутых признаков. По нашему мнению, наиболее высоко организованными являются уплощенные семянки со слабо выраженными ребрами на каждой плоской стороне (*S. asper*), увеличенной поверхностью за счет образования шипиковидных выростов (*S. oleraceus*). У эволюционно более продвинутых видов наблюдается уменьшение количества элементов механической ткани и, как следствие этого, переход от сплошного склеренхимного кольца (*S. asper*, *S. oleraceus*) к прерывистому (*S. arvensis*), а также появление гидроцитной ткани в перикарпии (*S. asper*, *S. oleraceus*) и увеличение ее объема (*S. arvensis*).

Семянки исследованных видов обладают специфическими морфолого-анатомическими особенностями, что является подтверждением справедливости использования карпологических признаков в систематике рода *Sonchus*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров В. Г., Савченко М. И. Об ослизняющихся клетках на семянках сложноцветных // Сов. бот. 1947. Т. 15. № 3. С. 133—134.

Баркалов В. Ю. Род *Sonchus* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1992. Т. 6. С. 409—413.

Ворошилов В. Н. Новые виды дальневосточных растений // Бюл. ГБС. 1965. Вып. 60. С. 35—43.

Ворошилов В. Н. Флора советского Дальнего Востока. М., 1966. 476 с.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Кирпичников М. Э. Род *Sonchus* L. // Флора СССР. М.; Л., 1964. Т. 29. С. 244—256.

Кожанчиков В. И. Изменчивость морфологических признаков семян представителей семейства *Caryophyllaceae* // Вопросы сравнительной морфологии семенных растений. Л., 1975. С. 108—128.

Комаров В. Л. Флора Маньчжурии. СПб., 1907. Т. 3. 853 с.

Комаров В. Л., Клобукова-Алисова Е. Н. Определитель растений Дальневосточного края. Л., 1932. Т. 2. 1175 с.

Кульбаева Б. Ж. Анатомия семян представителей семейства *Saxifragaceae* // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 3. С. 36—49.

Чернева О. В., Шурухина Е. А. Анализ анатомических структур покровов семянки рода *Cousinia* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 12. С. 1738—1749.

Boulos L. Cytotaxonomic studies in the genus *Sonchus* L. // Bot. Notiser. 1960. Vol. 113. N 4. P. 400—420.

Boulos L. Revision systematique du genre *Sonchus* L. // Bot. Notiser. 1972. Vol. 125. N 4. P. 287—305.

Lavialle P. Ovaire des Composeés // Ann. Sci. Nat. Bot. 1912. 9 ser., 15. 149 p.

Hoffmann O. Compositae // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1894. Bd 4. H. 5. S. 371.

Pandey A. K., Singh R. P., Suman C. Development and structure of seeds and fruits in *Compositae—Cichorieae* // Phytomorphology. 1978. Vol. 28. N 2. P. 198—206.

Тихоокеанский институт
биоорганической химии
Дальневосточного отделения РАН
Владивосток

Получено 10 IV 1998

SUMMARY

The morphological and anatomical structure of the achenes of the Far Eastern species of *Sonchus arvensis* L., *S. arenicola* Worosch., *S. asper* (L.) Hill, *S. oleraceus* L. are studied. The significance of carpological characters for taxonomy of presently investigated species are discussed.

УДК 581.4 582.594.2

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 12

© **И. В. Татаренко, А. Е. Баталов**

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *LEUCORCHIS ALBIDA* (*ORCHIDACEAE*)

I. V. TATARENKO, A. E. BATALOV. THE BIOLOGICAL AND MORPHOLOGICAL FEATURES OF *LEUCORCHIS ALBIDA* (*ORCHIDACEAE*)

Приведены новые данные по морфологии, онтогенезу и микоризе *Leucorchis albida*.

Ключевые слова: *Leucorchis albida*, морфология, онтогенез.

Leucorchis albida (L.) E. Mey. — автотрофная наземная орхидея, распространенная в западной Европе, Малой Азии и на севере России. В России *L. albida* произрастает на севере лесной зоны, в лесотундре и тундре, предпочитает болотистые и сырые местообитания. Вид растет преимущественно на необлесенных местах либо на осветленных лесных участках, однако в Архангельской обл. часто встречается в мертвопокровных лиственничниках, а также в разреженных сложных ельниках. Растения *L. albida* устойчивы к слабому вытаптыванию, малоустойчивы к выпасу и сенокошению, встречаются во вторичных фитоценозах (Вахрамеева и др., 1997).

Цель данной работы — подробное изучение морфогенеза, онтогенеза и микоризы *L. albida*.

Материал и методика

Материал собирали летом 1997 г. в окрестностях Пинежского государственного заповедника (Архангельская обл.) — это одна из наиболее южных точек распространения *L. albida* в России. Исследовали 2 популяции *L. albida*: 1) в березово-еловом осветленном лесу у борта карстового лога; 2) в уцелевшем от вырубки небольшом участке лиственничника в верхней части склона высокого холма. Для каждой популяции описали возрастную и пространственную структуру, собрали материал для изучения морфологии и микоризы особей различных возрастных состояний.

Результаты и обсуждение

Морфология побеговой системы

Наиболее подробное описание *L. albida* сделал H. Ziegenspeck (1936). С тех пор в большинстве обзоров и сводок указывается, что *L. albida* имеет клубень, сильно рассеченный на тонкие доли. При изучении орхидных Мурманской обл. И. В. Блинова (1995а) вновь исследовала морфологию побега *L. albida* и отнесла этот вид к кистекорневой, а не клубнекорневой жизненной форме.

Наши исследования показали, что у этого вида в ходе онтогенеза происходит изменение формы роста и жизненной формы. На первых этапах жизни особи *L. albida* развиваются как типичные корневищные орхидные, образуя многолетний, многометамерный протокорм, а затем и моноподиальное подземное корневище. Большинство наземных орхидных характеризуется симподиальным ветвлением побегов, которое наблюдается уже у протокормов при переходе в ювенильное возрастное состояние. Моноподиальный рост до первого цветения отмечен у *Goodyera repens* (L.) R. Br. (Ziegenspeck, 1936), *Gastrodia elata* Blume (Татаренко, 1997), *Spiranthes sinensis* (Pers.) Ames (Татаренко, 1996) и немногих других наземных орхидных. *Leucorchis albida* отличается от орхидных обеих групп сменой моноподиального нарастания на симподиальное в имматурном возрастном состоянии. Это происходит через 2—3 года после начала образования особью наземного побега и за 2—3 года до ее перехода к цветению. Структура моноподиального годичного побега имматурного растения представлена на рис. 1, *А*. В апикальной почке возобновления (рис. 1, *А*, *2*) уже заложен первый боковой побег (рис. 1, *А*, *3*), после развития которого произойдет переход к симподиальному нарастанию.

Характерной для вида следует считать структуру генеративного годичного побега (рис. 1, *Б*). Верхняя из трех пазушных почек, закладывающихся в базальной части каждого побега, является почкой возобновления и образует надземный побег в следующем вегетационном сезоне. Две другие почки остаются спящими. Их развитие может привести к вегетативному размножению особи, но такие случаи у растений *L. albida* пока не выявлены. Развитие бокового побега возобновления у *L. albida* происходит с образованием стеблекорневого тубероида (рис. 1, *Б*).

Описание строения и развития этого зимующего запасающего органа, характерного для орхидных трибы *Orchideae*, сделано нами ранее (Татаренко, 1996). Заложение и рост тубероида у *L. albida* происходят совершенно идентично таковым у орхидных с вытянутыми тубероидами, например у *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó, *Platanthera bifolia* (L.) Rich. Отличие тубероида *L. albida* от всех уже описанных типов состоит в кистеклубневом строении его корневой части. Клубни не сильно утолщены и часто (особенно на моховом субстрате) вытянуты в тонкие длинные окончания. Клубни обычно не срастаются, лишь у отдельных взрослых особей, образующих по несколько клубней, может происходить их срастание в базальной части на 1—3 мм. Такие клубни внешне напоминают сильнорассеченный пальчатораздельный стеблекорневой тубероид. Все корневые клубни *Leucorchis albida* размещаются на одном междоузлии побега, с одной его стороны (рис. 1, *Б*). У типичных

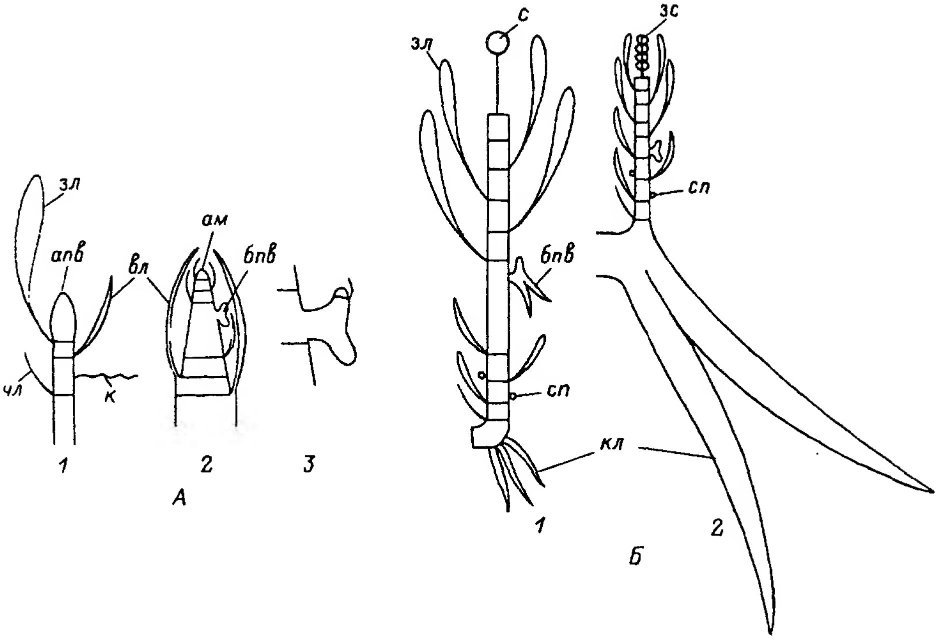


Рис. 1. Структура годичного побега *Leucorchis albida*.

А — имматурное растение: *1* — годичный побег, *2* — апикальная почка возобновления, *3* — боковая почка возобновления; *Б* — генеративное растение: *1* — годичный побег, *2* — боковая почка возобновления. *ам* — апикальная меристема, *апв* — апикальная почка возобновления, *бпв* — боковая почка возобновления, *вл* — влагалищный лист, *зл* — зеленый лист, *зс* — зачаточное соцветие, *к* — придаточный корень, *кл* — корневой клубень (корневая часть тубероида), *с* — соцветие, *сп* — спящая почка, *чл* — чешуевидный лист.

кистеклубнекорневых растений, например *Spiranthes sinensis*, корневые клубни располагаются по всей окружности корневища равномерно (Татаренко, 1996).

Анатомические исследования показали, что корневые клубни и тонкие придаточные корни *Leucorchis albida* полистеличны. Аналогичную картину мы наблюдаем у всех тубероидных орхидей. Корневые клубни *Spiranthes sinensis* моностеличны, тонкие придаточные корни никогда не образуются.

Тубероид является зимующим органом возобновления и ежегодно замещается новым. Поэтому взрослые растения *L. albida* относятся к вегетативным однолетникам (Любарский, 1961), как и все тубероидные орхидеи.

Онтогенез

Протокорм *L. albida* представляет собой многолетний подземный утолщенный моноподиально нарастающий побег, состоящий из 5—7 метамеров (рис. 2). На некоторых междоузлиях в пазухах чешуевидных пленчатых листьев закладываются почки. На начальных этапах развития они представляют собой недифференцированные меристематические бугорки. Далее на апексе бугорка формируется собственно почка, а в базальной его части закладывается корень (рис. 3).

Переход в ювенильное возрастное состояние сопровождается образованием из апикальной почки протокорма двуметамерного участка корневища, несущего один тонкий придаточный корень, спящую почку и надземный зеленый лист (см. таблицу). Ювенильное возрастное состояние длится 1—2 года.

Имматурные растения имеют по 2 зеленых листа, подземное моноподиальное корневище, состоящее из 2—3 годичных приростов, и 1 тонкий придаточный корень (см. таблицу). Связь с протокормом обычно сохраняется до перехода особи к симподиальному нарастанию. Боковая почка, закладывающаяся на каждом годичном

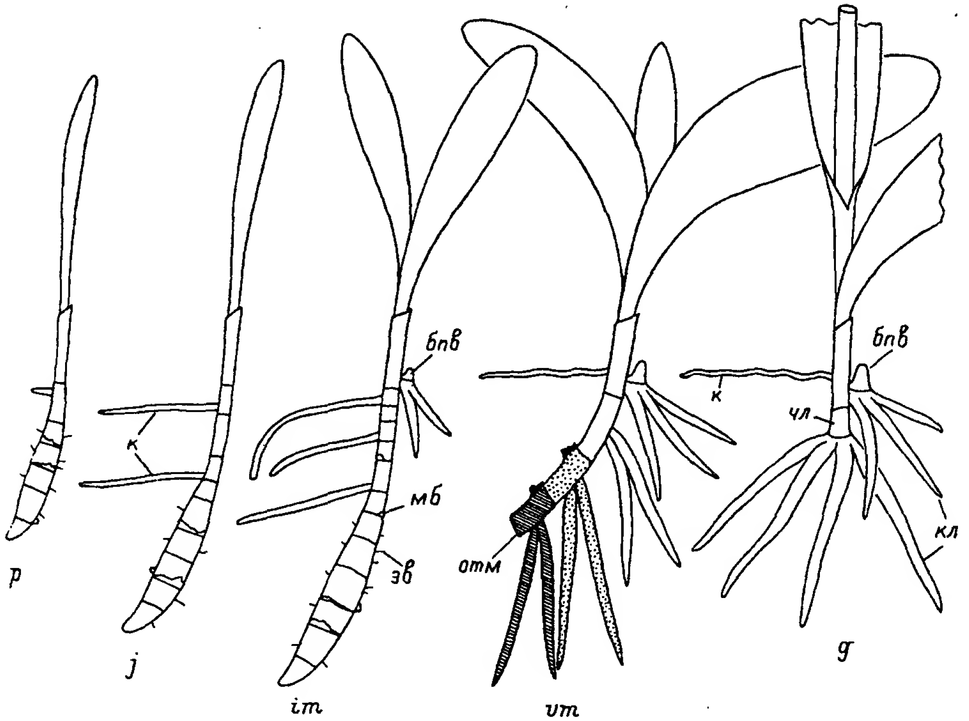


Рис. 2. Структура растений *Leucorchis albida* различных возрастных состояний.

Возрастные состояния: *p* — протокорм, *j* — ювенильное, *im* — имматурное, *vm* — взрослое вегетативное, *g* — генеративное (базальная часть), *мб* — меристематический бугорок, *отм* — отмершая часть корневища, *эв* — эпидермальные волоски. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

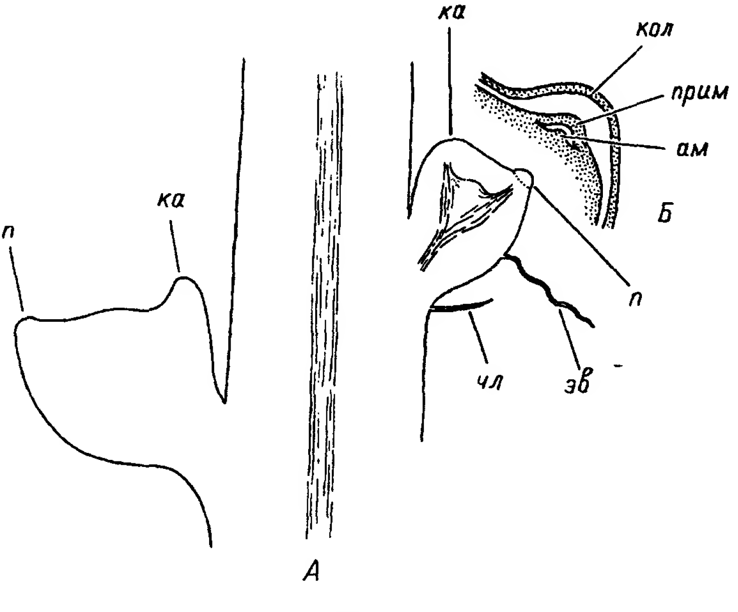


Рис. 3. Пазушные почки (меристематические бугорки) на протокорме *Leucorchis albida* (*А*) и строение почки (*Б*).

ка — корневой апекс, *кол* — колпачковидный лист, *п* — почка, *прим* — примордий. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2.

Морфологические характеристики особей разных возрастных состояний *Leucorchis albida*

Характеристика	Возрастное состояние			
	j	*im*	*vm*	*g*
Число зеленых листьев	1	2	2—4	4—6
Длина листа, см	4—5	5.0—6.5	6—9	6—7
Ширина листа, см	0.3—0.5	0.4—0.7	1.0—1.5	1.0—2.2
Число корневых клубней	0—1	1—2	2—4	3—6
Длина корневого клубня, см	0.5—2.5	2—4	3—7	3—8
Число тонких корней	0—1	0—1	1—2	1—3
Длина тонкого корня, см			4—7	4—7
Высота побега, см				30—45
Длина соцветия, см				5—7
Число цветков				25—37

Примечание. Размеры приведены на 12 июля 1997 г. Размеры даны для второго снизу зеленого листа для всех возрастных групп, кроме ювенильной. Число клубней, корней и цветков указано для одного годичного побега.

приросте моноподиального корневища, развивается и принимает на себя функцию образования надземного побега. У основания почки формируются 1—2 корневых клубня (рис. 2).

Взрослые вегетативные растения полностью утрачивают связь с протокормом, отмирает и моноподиальный участок корневища. Растение становится вегетативным однолетником. Базальная подземная часть годичного прироста несет тонкие придаточные корни и пазушные почки. У растений, произрастающих на сырых евтрофных лугах и болотах, происходит ежегодное полное замещение годичного побега и его корневой системы. У отдельных особей на олиготрофных сфагновых болотах в условиях тундровой зоны, а также на карстовых гипсовых субстратах базальная часть побега вместе с расположенными на ней клубнями может оставаться живой на протяжении 2—3 лет. У таких растений формируется короткое корневище (рис. 2). Морфометрические признаки вегетативной сферы взрослых вегетативных особей соответствуют таковым у генеративных растений (см. таблицу).

Генеративное возрастное состояние — наиболее продолжительный период онтогенеза. Вероятен регулярный переход генеративных растений во временно нецветущее состояние либо в состояние вторичного покоя после интенсивного цветения, как это часто наблюдается у других орхидных со стеблекорневыми тубероидами. Заложение соцветия и дифференциация цветковых зачатков в почке возобновления происходят в очень ранние сроки — в первой половине июля, за год до цветения. Это связано с общим замедлением процессов морфогенеза у орхидных в северных регионах (Блинова, 1995б; Татаренко, 1996).

Популяционная структура

Популяционная структура *L. albida* в разных частях его ареала мало изучена. Например, выяснено, что в Карпатах популяции этого вида характеризуются преобладанием взрослых вегетативных особей (52.9 %) (Загульський, 1994). Популяции *L. albida* обычно немногочисленны, часто встречаются отдельные особи и небольшие (2—5 экз.) группы. Размещение особей в местообитании рассеянное, что свойственно для растений, не размножающихся вегетативно.

Изученная нами популяция в сыром осветленном березово-еловом лесу насчитывала 29 особей и занимала площадь около 1000 м^2.

Возрастной спектр популяции (соотношение относительной численности ювенильной, имматурной, взрослой вегетативной и генеративной возрастных групп

(17 : 41 : 31 : 11) отражает преобладание молодых растений, что, вероятно, свидетельствует об успешном семенном размножении особей.

Вторая популяция в мертвопокровном лиственничнике насчитывала 51 особь, но была неполночленной (20 : 37 : 43 : 0). Именно в этой популяции было обнаружено большое число растений, только что перешедших в ювенильное состояние из стадии протокорма. Генеративные особи, по-видимому, находились во временно нецветущем состоянии либо в состоянии вторичного покоя.

Микориза

Симбиоз с микоризными грибами у взрослых растений *L. albida* выражен несколько слабее, чем у других орхидных со стеблекорневыми туберoидами. Корневые клубни заражаются грибом не сразу после формирования (при длине 1—3 см), а лишь через несколько месяцев. В тонких длинных окончаниях старых клубней формируется эумицетная толипофаговая эндомикориза. Интенсивность микоризной инфекции (Селиванов, 1981) может достигать 50—70 %, однако однородность ее (Татаренко, 1995) невелика (А = 0.44). В тонких придаточных корнях микориза образуется быстрее (интенсивность микоризной инфекции достигает 80 %) и равномернее (А = 0.75).

Новые неожиданные результаты были получены нами при изучении микоризы в протокорме *L. albida*. До сих пор у автотрофных орхидных была описана только эумицетная толипофаговая эндомикориза (Селиванов, 1981; Татаренко, 1995, 1996). В корнях бесхлорофилльной гнездовки Л. В. Крюгер и О. Н. Шардакова (1980) выявили эумицетную птиофаговую эндомикоризу. Именно этот тип микоризы обнаружен нами и в протокорме *L. albida*. В паренхиме мы наблюдаем 3 четко выраженных слоя: в наружном формируются рыхлые пелотоны (клубки гиф), во втором слое располагаются плотные пелотоны, в третьем, внутреннем слое происходит переваривание гриба с образованием округлых телец — птиосом. Базальная часть протокорма полностью занята плотными непереваренными пелотонами.

Многолетний протокорм *L. albida* взаимодействует с микоризными грибами по типу сапротрофных орхидей. После перехода к автотрофному питанию при образовании надземных побегов у многих особей связь с протокормом сохраняется еще на протяжении 2—3 лет. Толипофаговая микориза в придаточных корнях таких растений развивается редко, интенсивность инфекции очень мала (0—5 %). Ювенильные и имматурные растения, сохраняющие связь с протокормом, имеют смешанное питание, как за счет зеленых листьев, так и за счет микоризных грибов протокорма.

Как мы видим, у растений *L. albida* происходит смена типов микоризы в ходе онтогенеза. У протокормов выявлена эумицетная птиофаговая эндомикориза, характерная для бесхлорофилльных орхидей, а у взрослых вегетативных и генеративных особей в тонких корнях и клубневых окончаниях формируется свойственная большинству автотрофных орхидей эумицетная толипофаговая эндомикориза.

Таким образом, особенности заложения, развития и строения годичного побега у взрослых растений *L. albida* свидетельствуют о близости этого вида по жизненной форме к орхидным со стеблекорневыми туберoидами. С другой стороны, наличие многолетнего протокорма и малолетнего моноподиального корневища на первых этапах онтогенеза указывает на принадлежность *L. albida* к корневищным растениям. Малолетнее симподиальное корневище может формироваться и у некоторых взрослых особей, например, на гипсовых субстратах. Кистеклубневое строение корневой части туберoида *L. albida* подтверждает близость этой жизненной формы к настоящим корневищным кистекорнеклубневым орхидным (тип *Spiranthes sinensis*). Приведенные новые данные подтверждают наше предположение (Татаренко, 1996), что жизненная форма *L. albida* является переходной между типом *Spiranthes sinensis* и орхидными со стеблекорневыми туберoидами (типы *Gymnadenia conopsea* и *Lysiella oligantha*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Блинова И. В. О жизненной форме *Leucorchis albida* (L.) E. Mey // Актуальные вопросы экологии и морфологии растений. М., 1995а. С. 31—34.

Блинова И. В. Эколого-биологические особенности некоторых представителей семейства *Orchidaceae* Мурманской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1995б. 24 с.

Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Татаренко И. В. и др. Виды евразиатских наземных орхидных в условиях антропогенного воздействия и некоторые проблемы их охраны // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102. Вып. 4. С. 35—43.

Загульський М. М. Хорологія, структура популяцій та охорона орхідних (*Orchidaceae* Juss.) західних регіонів України: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ, 1994. 26 с.

Крюгер Л. В., Шардакова О. Н. Микосимбиотрофизм орхидных и некоторые вопросы их биологии // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь, 1980. С. 20—28.

Любарский Е. Л. Об эволюции вегетативного возобновления и размножения травянистых поликарпиков // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 7. С. 959—968.

Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М., 1981. 231 с.

Татаренко И. В. Микориза орхидных (*Orchidaceae*) Приморского края // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 8. С. 64—72.

Татаренко И. В. Орхидные России: биология, экология, вопросы охраны. М., 1996. 206 с.

Татаренко И. В. Биоморфологические особенности *Gastrodia elata* (*Orchidaceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 7. С. 67—72.

Ziegenspeck H. Orchidaceae. Stuttgart, 1936. 740 S. (Lebensgeschichte Blütenpflanzen Mitteleuropas / O. Kirchner, E. Loew, C. Schroeter. Bd 1. Lfg. 4).

Московский педагогический
государственный университет

Получено 8 I 1998

SUMMARY

Two populations of *Leucorchis albida* were studied in Archangelsk region in the vicinity of Pinega State Reserve, in summer 1997. Some new data on morphology, ontogeny, mycorrhiza and population structure of *L. albida* are presented.

УДК 581.43 : 582.962

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 12

© **Л. А. Жукова, Г. О. Османова**

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ У ОСОБЕЙ *PLANTAGO LANCEOLATA* (*PLANTAGINACEAE*)

L. A. ZHUKOVA, G. O. OSMANOVA. MORPHOLOGICAL PLASTICITY OF SUBTERRANEAN ORGANS IN *PLANTAGO LANCEOLATA* (*PLANTAGINACEAE*)

В результате сравнительного морфологического анализа подземных органов растений *Plantago lanceolata*, произрастающих в разных экологических условиях, отмечено изменение жизненной формы вида в зависимости от механического состава почвы. Показано, что на песчаных почвах преобладают стержнекорневые растения, на легких супесчаных — многорозеточные, на суглинистой почве — короткокорневищно-кистекорневые, а на щебне — растения со смешанной корневой системой. На луговых склонах у *P. lanceolata* формируются полицентрические системы корневых отпрысков. Приводится адаптационно-морфологический ряд для молодых генеративных растений *P. lanceolata*, наглядно показывающий связь разных типов подземных органов с условиями среды.

Ключевые слова: *Plantago lanceolata*, подземные органы, морфологическая поливариантность, пластичность, ценопопуляции, биоморфа, стержнекорневая, короткокорневищно-кистекорневая, полицентрические системы корневых отпрысков, адаптационно-морфологический ряд.

Стержнекорневые растения считаются наиболее древними и консервативными (Казакевич, 1922; Серебряков, 1952; Голубев, 1957), что подтверждается многочисленными результатами изучения онтогенеза кистекорневых, короткокорневищных и длиннокорневищных растений. Растения этих биоморф на ранних этапах индивидуального развития имеют хорошо развитый главный корень, который в более поздних возрастных состояниях либо погибает, либо становится незаметным среди придаточных корней (Онтогенетический..., 1997). Детальное изучение анатомо-морфологических особенностей показывает, что большинство видов растений с хорошо выраженными признаками определенной биоморфы в процессе онтогенеза, под влиянием изменяющихся условий местообитания, теряют ряд признаков и приобретают новые морфологические и биологические черты, свойственные другой жизненной форме (Голубев, 1956). В природе переходные варианты биоморф помогают установить пути развития и становления различных жизненных форм.

Вопрос о географической и экологической изменчивости подземных органов растений является лишь частным вопросом общей проблемы морфологической поливариантности онтогенеза (Жукова, 1995). С ней связано изучение процессов микроэволюции, выяснение характера адаптации растений к крайним условиям существования.

Представление о морфологической поливариантности подземных органов видов *Plantago* в зависимости от эдафических, биоценотических и других факторов нашло отражение в ряде отечественных работ (Казакевич, 1922; Голубев, 1956; Котт, 1965; Шмакова, 1982).

Цель настоящей работы — изучение морфологического биоразнообразия в популяциях *P. lanceolata* в разных экологических условиях.

Материал и методика

Подорожник ланцетолистный *Plantago lanceolata* L. — многолетнее поликарпическое, короткокорневищное травянистое растение, гемикриптофит. Широко распространен в Евразии, Австралии, Новой Зеландии, Полинезии, Северной Африке (Sagar, Harper, 1964; Жукова, 1983а). На территории Республики Марий Эл вид встречается в разреженных сосновых лесах (Абрамов, 1995), в рудеральных ценозах и на лугах.

Морфологическую поливариантность подземных органов у особей *P. lanceolata* изучали с 1994 по 1997 г. в Волжском и Медведевском районах Республики Марий Эл в 6 ценопопуляциях (ЦП) (табл. 1). В изученных фитоценозах сделали стандартные геоботанические описания. Полученные флористические списки обработали по шкалам Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956) с использованием программного комплекса ECOSCALE (Комаров и др., 1991) методом средневзвешенной середины интервала. Экологический ареал *P. lanceolata* по шкале увлажнения может занимать от 27-й до 82-й ступени (или 46.7 % от полного диапазона шкалы), по шкале активного богатства и засоленности — от 4-й до 24-й ступени (или 70.0 %). Экологическое пространство изученных нами ценопопуляций *P. lanceolata* по шкале увлажнения находится между 47.0 и 66.17 ступенями, по шкале почвенного богатства и засоленности — между 10.62 и 14.82, что составляет 34.2 и 20.0 % соответственно. Экологический ареал *P. lanceolata* по шкале пастбищной дигрессии до сих пор изучен недостаточно.

В каждой из 6 ценопопуляций методом случайных чисел закладывали по 10 площадок размером 0.25 м^2; на каждой площадке растения данного вида выкапывали, подсчитывали число особей, определяли возрастной состав согласно ранее разработанным методикам (Жукова, 1983б). После тщательного сравнительно-морфологического анализа растения зарисовывали и гербаризировали. При ризологических исследованиях анализировали молодые генеративные особи данного вида.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика изученных ценопопуляций (ЦП) *Plantago lanceolata*

№ ЦП	Местообитание	Механический состав почвы	Сообщество	Флористическое богатство, число видов	Проективное покрытие, %	Плотность особей на 0.25 $м^2$, шт.
1	Опушка соснового леса. Противопожарная полоса	Рыхлопесчаный	Galamagrostis epigeios + Trifolium repens + Hupericum elegans	36	20	6.6
2	Сосновый лес. Ж.-д. насыпь	Щебнистый	Koeleria glauca + Agrostis stolonifera + Trifolium pratense	19	30	21.6
3	Суходольный луг пастбищного использования	Среднесуглинистый	Briza media + Deschampsia cespitosa + Carex ericetorum + Alchemilla hirsuticaulis	42	25	37.4
4	Суходольный луг между сосновым лесом и железной дорогой	Легкий супесчаный	Agrostis tenuis + Anthoxanthum odoratum + Achillea millefolium	31	35	36.9
5	Пойменный луг на склоне мелиорационного канала с уплотненной почвой	То же	Phleum pratense + Trifolium repens + Polygonum aviculare	22	12	6.8
6	Пойменный луг на склоне мелиорационного канала с удаленным верхним слоем почвы	» »	Dactylis glomerata + Elytrigia repens + Cirsium arvense	15	15	5.5

Результаты и их обсуждение

Впервые онтогенез *P. lanceolata* как короткокорневищного травянистого многолетника был описан ранее (Жукова, 1983б) на материале природных популяций Рязанской, Псковской и других областей. В узлах базальной части розеточного побега, начиная с имматурного (*im*) состояния, формируются придаточные корни, которые заметно отличаются по внешнему виду и размерам от главного. Придаточные

ТАБЛИЦА 2

Частота встречаемости разных биоморф (%) в ценопопуляциях *Plantago lanceolata*

№ ЦП	Моноцентрическая биоморфа				Полицентрическая биоморфа	Объем выборки
	стержнекорневая	короткокорневищно-стержнекорневая	короткокорневищная	многорозеточная	корнеотпрысковая	
1	100.0					66
2	32.9	42.6	24.5			216
3	11.6	2.2	86.2			374
4	22.8	12.2	48.5	16.5		369
5	29.4				70.6	68
6	30.9				69.1	55

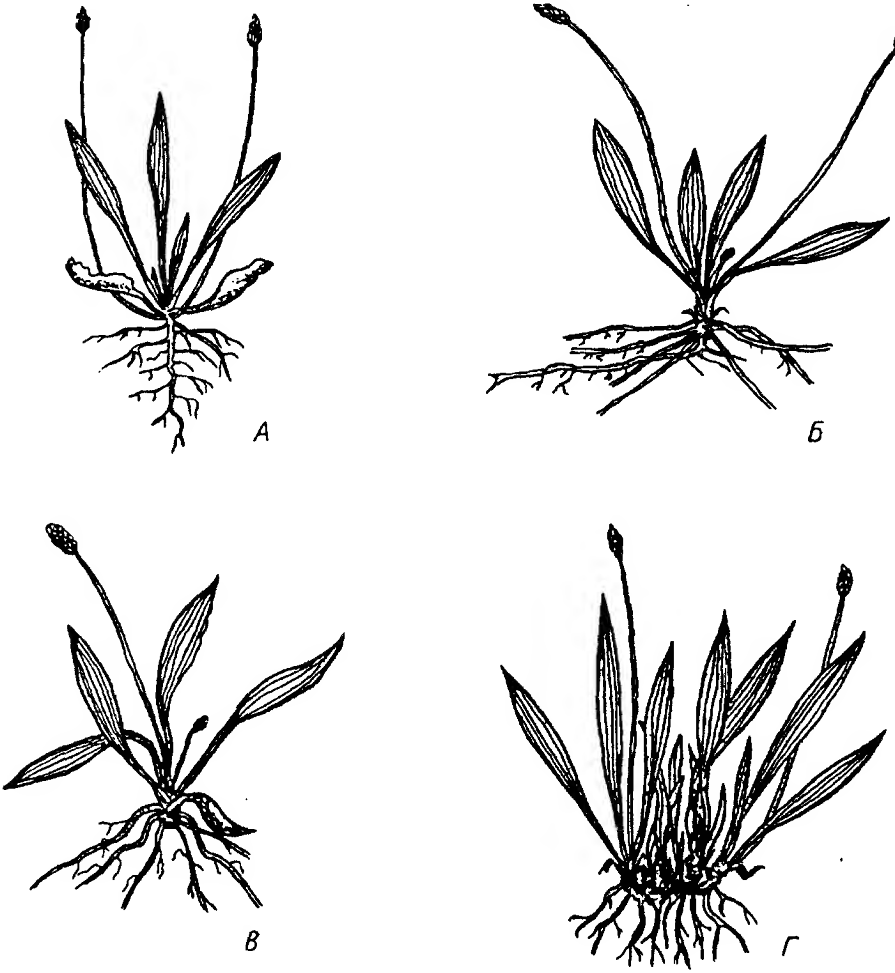


Рис. 1. Молодые генеративные растения *Plantago lanceolata*.

Биоморфы: *А* — стержнекорневая (с хорошо выраженным главным корнем), *Б* — стержне-кистекорневая (смешанная корневая система), *В* — однорозеточная короткокорневищно-кистекорневая (мочковатая корневая система), *Г* — многорозеточная короткокорневищно-кистекорневая (мочковатая корневая система).

корни, углубляясь в почву, втягивают розеточный побег в землю, что приводит к формированию короткого вертикального корневища. С течением времени главный корень прекращает свой рост и разрушается уже в виргинильном (*v*) состоянии (Жукова, 1983б). В то же время особи *P. lanceolata* и *P. major* L. на сухих почвах могут развиваться как стержнекорневые растения, а на влажных — как кистекорневые. Ряд авторов, в том числе В. Н. Голубев (1957), отмечают, что *P. lanceolata* представляет собой промежуточную форму между стержнекорневой и короткокорневищной.

Наши наблюдения свидетельствуют о морфологической поливариантности подземных органов растений этого вида, обусловленной влиянием разных экологических факторов. В злаково-разнотравном сообществе (ЦП 1), на рыхлой песчаной почве *P. lanceolata* был представлен стержнекорневыми растениями с развитой системой боковых корней (встречаемость 100 %), это объясняется благоприятным почвенным режимом (табл. 1, 2; рис. 1, *А*).

Вертикальный главный корень с системой боковых корней I, II, III порядков проникал на глубину до 10 см. Однако в ряде случаев у молодых генеративных особей

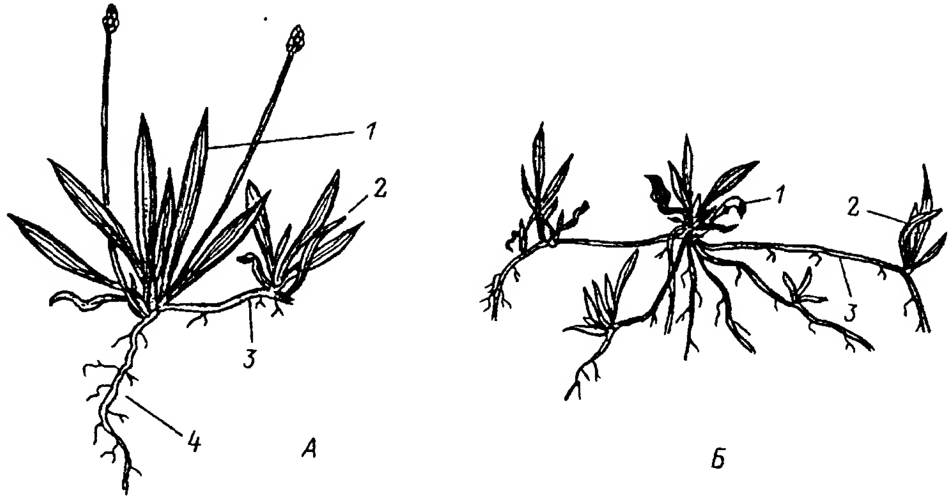


Рис. 2. Полицентрические системы *Plantago lanceolata*, развивающегося на уплотненной (*А*) и рыхлой (*Б*) почве.

1 — материнское растение, *2* — дочерний розеточный побег (корневой отпрыск), *3* — горизонтальный придаточный корень, *4* — главный корень.

данного вида на щебнистом субстрате (ЦП 2) формировалось короткое корневище с придаточными корнями, а главный корень достигал небольшой глубины (до 2—4 см), а затем располагался параллельно поверхности почвы (рис. 1, *Б*). Глубина размещения главного корня варьировала в зависимости от почвенно-ценотических условий. Таким образом, у молодых генеративных растений в этой популяции формировалась корневая система смешанного типа.

Типичные короткокорневищные кистекорневые растения *P. lanceolata* были обнаружены на задернованных, уплотненных влажных почвах пойменного луга пастбищного использования (ЦП 3). В данных условиях главный корень сохраняется только на начальных этапах онтогенеза. Ведущим фактором морфогенеза были неблагоприятные для развития главного корня почвенные условия (слабая аэрация, низкая температура и т. д.). Условия обильного водоснабжения вызывают усиленное отрастание придаточных корней (рис. 1, *В*).

В ЦП 4 были обнаружены многорозеточные особи, встречаемость которых составила 16.5 %. Максимальное количество розеточных побегов у одной особи *P. lanceolata* достигало 19. По аналогии с полицентрическими длиннокорневищными и корнеотпрысковыми растениями, у которых онтогенетическое состояние определяют для каждого парциального побега, рассматриваемого как самостоятельная фитоценотическая счетная единица, мы использовали такой же принцип для многорозеточного короткокорневищно-кистекорневого растения *P. lanceolata*. В этом случае многорозеточное короткокорневищно-кистекорневое растение рассматривается как колония (Ценопопуляции..., 1988). Возрастной спектр в таких колониях *P. lanceolata* зависит от онтогенетического состояния материнского растения.

В ЦП 5 на склоне мелиорационного канала с сильно уплотненной почвой 70.6 % молодых генеративных растений *P. lanceolata* имели чаще один, реже два горизонтальных придаточных корня с близко расположенными (от 0.5 до 8 см) 1—5 дочерними розеточными побегами (рис. 2, *А*). Тогда как на рыхлом участке этого же склона с нарушенным верхним почвенным слоем у молодых генеративных особей данного вида образуются до 6 и более радиально расположенных придаточных корней, на которых формировалась одна либо несколько придаточных почек эндогенного происхождения, развивающихся затем в дочерние розеточные побеги (рис. 2, *Б*), которые фактически являются корневыми отпрысками. Последние пространст-

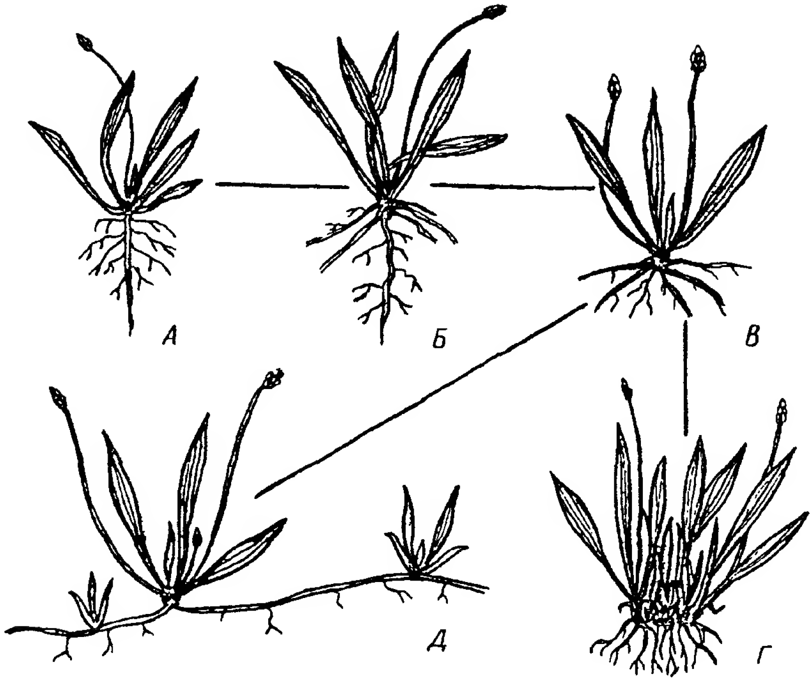


Рис. 3. Адаптационно-морфологический ряд *P. lanceolata*, молодые генеративные растения.

Биоморфы: *А* — стержнекорневая (на песчаном субстрате), *Б* — короткокорневищно-стержнекорневая (на щебне), *В* — однорозеточная короткокорневищно-кистекорневая (на уплотненно-задерненной почве), *Г* — многорозеточная короткокорневищно-кистекорневая (на супесчаной почве), *Д* — корнеотпрысковая (полицентрическая) (на супесчаной почве).

венно удалены от материнского растения, обладают высокой автономностью и самостоятельностью развития. Так формируются полицентрические системы *P. lanceolata* (рис. 2; 3, *Д*).

Благодаря факультативной полицентричности особей *P. lanceolata* длительность их полного онтогенеза увеличивается, может происходить вегетативное размножение, омоложение особей и ценопопуляций (Османова, 1998).

В. Н. Голубев (1965) на основании анализа жизненных форм в роде *Plantago* пришел к заключению, что эволюция подорожников шла от безрозеточных форм со стержневой корневой системой (*P. indica* L.) к розеточным формам со стержневой (*P. media* L.) и кистекорневой (*P. major*) системой.

Исследование и анализ природных ценопопуляций *P. lanceolata* показывают, что особи данного вида чаще представлены короткокорневищно-кистекорневой биоморфой. Высказанные ранее представления Л. И. Казакевича (1922) о древности стержнекорневых растений и описанное нами многообразие биоморф *P. lanceolata* позволяют построить адаптационно-морфологический ряд, наглядно показывающий связь разных типов подземных органов с условиями среды (рис. 3).

Выводы

1. *P. lanceolata* по-разному реагирует на сложившиеся в биотопе экологические ситуации, что может привести к изменению приспособительных морфоструктур, благодаря чему данный вид может быть представлен как моноцентрической (стержнекорневой, стержне-кистекорневой, однорозеточной короткокорневищно-кистекорневой, многорозеточной короткокорневищно-кистекорневой), так и полицентрической (корнеотпрысковой) жизненными формами. Подобная морфологическая поливариантность в онтогенезе *P. lanceolata* имеет исключительно важное адаптивное значение.

2. Случаи доминирующего развития главного корня на начальных этапах развития особей *P. lanceolata* и его сохранения до завершения онтогенеза в особых экологических условиях являются повторением предковых признаков этого рода.

Авторы признательны Н. В. Глотову, О. П. Ведерниковой за консультации и помощь, а также М. В. Бекмансурову за помощь в сканировании рисунков.

Работа выполнена при финансовой поддержке НП «Университеты России — фундаментальные исследования» (проект № 7-1645) и Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 98-04-49294).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов Н. В. Конспект флоры Республики Марий Эл. Йошкар-Ола, 1995. 192 с.

Голубев В. Н. К онтогенезу корневищ кистекорневых растений // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 2. С. 248—253.

Голубев В. Н. Материалы к эколого-морфологической и генетической характеристике жизненных форм травянистых растений // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 7. С. 1055—1072.

Голубев В. Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М., 1965. 287 с.

Жукова Л. А. Подорожник большой, подорожник средний, подорожник ланцетный // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М., 1983а. Ч. 3. С. 36—46.

Жукова Л. А. Род Подорожник // Биологическая флора Московской области. М., 1983б. Вып. 7. С. 203—256.

Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.

Комаров А. С., *Ханина Л. Г.*, *Зубкова Е. В.* и др. О компьютерной реализации наиболее трудоемких методов обработки геоботанических описаний // Биол. науки. 1991. № 8. С. 45—51.

Казакевич Л. И. Материалы к биологии растений юго-востока России // Изв. Саратов. обл. с.-х. опыт. ст. 1922. № 3. С. 3—4.

Котт С. А. Об устойчивости биологических типов некоторых сорных растений // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 11. С. 1589—1595.

Михайловская И. С. Корни и корневые системы растений. М., 1981. 137 с.

Османова Г. О. Морфологическая поливариантность и возрастная структура природных популяций *Plantago lanceolata* L. // Экология и генетика популяций. Йошкар-Ола, 1998. С. 277—280.

Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. Йошкар-Ола, 1997. 240 с.

Раменский Л. Г., *Чижиков О. Н.*, *Цаценкин И. А. и др.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.

Таршис Г. И. Подземные органы многолетних травянистых растений. Учебное пособие. Свердловск, 1975. 132 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, А. С. Комаров и др. М., 1988. 184 с.

Шмакова Е. И. Способность травянистых растений лесостепи к вегетативному разрастанию в связи с их отношением к солнечной радиации и влаге // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 3. С. 100—104.

Sagar G. R., *Harper J. L.* *Plantago major* L., *P. media* L. and *P. lanceolata* L. // J. Ecology. 1964. Vol. 52. N 1. P. 189—222.

Марийский государственный университет
Йошкар-Ола

Получено 31 VIII 1998

SUMMARY

As a result of the morphological analysis of subterranean organs of *Plantago lanceolata* L. in habitats with different soil composition, it has been shown that the life form changes depend on the soil composition. Tap root specimens predominate on sandy soils, short rhizome individuals inhabit loamy soils, multirosette plants prefer light sandy soils and forms with a mixed root system are found on gravel. On meadow slopes *P. lanceolata* specimens are characterized by the polycentric system of rootshoots. The adaptation and morphological array of young reproductive plants of *P. lanceolata* show the relationships between different types of subterranean organs and environmental conditions.

УДК 069.51 : 582.715

© V. V. Byalt

THE LIST OF TYPE SPECIMENS OF *CRASSULACEAE* FROM WESTERN AUSTRALIA, TASMANIA AND SOUTH AMERICA KEPT IN THE HERBARIUM OF THE KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE (LE)

В. В. БЯЛТ. СПИСОК ТИПОВЫХ ОБРАЗЦОВ *CRASSULACEAE* ИЗ ЗАПАДНОЙ АВСТРАЛИИ, ТАСМАНИИ И ЮЖНОЙ АМЕРИКИ, ХРАНЯЩИХСЯ В ГЕРБАРИИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА им. В. Л. КОМАРОВА РАН (LE)

The list of the type specimens of species and infraspecific taxa of Australian, Tasmanian and South-American *Crassulaceae* preserved in the Herbarium of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences (LE) in St. Petersburg is given.

Key words: type specimens, *Crassulaceae*, LE.

This is a catalogue of the type specimens of species and infraspecific taxa published up to 1998 and preserved in the Herbarium of the Komarov Botanical Institute of the Rus. Ac. Sci (LE) in St. Petersburg. This list includes only taxa described from Western Australia, Tasmania and South America (Tierra del Fuego and Chile).

The Herbarium of Komarov Botanical Institute is the biggest and oldest in Russia and contains near 5.5—6 millions specimens from all over the world. Many collections from Australia, Tasmania, New Zealand and South America of such old collectors as J. D. Hooker, R. G. Gunn, J. R. and G. Forster, W. Lechler, L. Preiss, F. Müller etc. are presented there. And as I can judge, this fact is badly known for students of the flora of Australia, New Zealand and South America. For example, only a few *Crassulaceae* type specimens preserved in LE were cited by M. Bywater and G. Wickens (1984), and H. Toelken (1981). Therefore, it seems desirable to publish this list.

The type specimens preserved at LE are listed in alphabetical order. For each taxon in the list the following data are enumerated: (a) the scientific name, (b) the original publication, (c) the type locality as given in the original description, (d) kinds of types (where selected and number of sheets), and (e) the original label of authentic specimens.

Modern scientific names and synonyms are not given.

Bulliarda recurva Hook. f. 1847, Lond. J. Bot. 6 : 472. — *T. curvifolia* Hook. f. in Herb. LE, nom. nud.

«*Tillaea verticillaris* Hook. Ic. Pl. 295. Hab. Inundated places. common; Gunn.: — v. v. n.».

Isotype (1 sheet): «*Tillaea* (*curvifolia*) *recurva*, H. f. Hab. Tasmania. Coll. R. G. Gunn, s. n.».

Note. Holotype is preserved in K (the information is taken cf. Toelken, 1981).

Crassula macrantha (Hook. f.) Diels. et Pritz. var. *nuda* Ostenf. 1918, Dansk Bot. Arkiv 2, 8 : 41, fig. 11.

«I have had it in cultivation (in 1917) from seeds taken from plants collected by Mrs. Davis in 1815 (N 1349)».

Isotype (1 sheet): «C. H. Ostenfeld: Plantae ex Australia occidentali ad N 1349. Cult. in Hortus Bot. Copenhag. 1917, semina ex West Australia. Perth, vicinity. 1915, leg. Mrs. Davis».

Note. NSW. types.

C. moschata Forst. f. 1789, Comm. Soc. Roy. Sci. Gotting. 9 : 26.

«Habitat in rupibus praecipitibus Insularum Novi Anni. Recens odorem deliber mosche spirabat».

Isotype (1 sheet): «In Terra Magellanica, legit Dr. Prof. Forsterium et ctct [?] 1779».

Note. Cf. Moore D. M. (1968) the type is «Terra del Fuego: Isla de los Estados: „in rupibus praecipitibus Insularum Novi Anni 20 XII 1774—2 I 1775, J. R. et G. Forster (BM!)"» Also isotypes are preserved in Herbarium of Moscow University (MW) (Губанов, 1993), and in Herbarium of St.-Petersburg University (LECB—Lindemann!).

C. paludosa Schldl. ex K. Reiche, 1898, Fl. Chile, 2 : 369. — *Tillaea paludosa* Schldl. ex Lechler, 1857, Berber. Amer. : 54, nom. nud.

«La descripcion siquentae se dio sobre una muestra de la collection: W. Lechler, plantae chilenses, ed Hohenacker, n. 472... Provincias de Maule, de Valdivia, etc.».

Isotype (1 sheet): «*Tillaea paludosa* Schldl. n. sp. Ad fl. Rio de Arique Prope coloniam Arique in pr. Valdivia. W. Lechler pl. Chilenses. N 472. Ed. Hohenacker».

Note. Holotype is preserved in SGO, isotypes in K and P (Bywater, Wickens, 1984).

Tillaea adscendens Nees ab Esenb. in C. Lehm. 1844, Pl. Preiss. 1, 2 : 277.

«In arenosis haud procul ab oppidulo Freemantle, Decembri a. 1838. Herb. Preiss. N 1931».

Isotype (1 sheet): «1931. *Tillaea adscendens* N. ab E. Nov. Holl. L. Preiss».

Note. The type and isotypes are preserved in LD, MEL and S.

T. capillaris F. Mull. nom. nud.?

Note. Two specimens with labels: «*Tillaea capillaris* Ferd. Muller. Nov. Holland. meridional» and «*Tillaea capillaris* F. Mull. Nov. Holland. meridional. Austr. felix. [1854, Coll. 11]» are presented in LE. I have not found where this species was described, but on label of first specimen it is hand-writing: «*T. capillaris* F. Mull. deest in Ejus Centu 48 sed not qudran... [?] videtur in *T. pedicellosum* F. Mull. Fragm. XI. 118».

T. chiloensis Gay, 1846, Fl. Chilena (Hist. Polit. Chile, Bot.) 2 : 532.

«Se cria en los penascos maritimos de la isla de Chiloe, particularmente en los abrededores de San Carlos».

Topotype (1 sheet): «W. Lechler pl. Chilenses. Ed. R. F. Hohenacker, N 885. Ad saxa sil. oceani pacif. pr. Ancud ins. Ciloe. Jul. m.».

Note. Holotype is preserved in P.

T. colorata Nees ab Esenb. in C. Lehm. 1844, Pl. Preiss. 1, 2 : 277.

«In arenosis silvae prope oppidulum Perth, Septembri a. 1839. Herb. Preiss. No. 1932».

Isotype (1 sheet): «1932. *Tillaea colorata* N. ab E. In arenosis silvae prope opidulum „Perth". Sem. num. September 22, 39. L. Preiss. legit. Nov. Holl.».

Note. LD, MEL, S, type and isotypes.

T. curvifolia Hook. f. in Herb. LE, nom. nud.

Note. Invalid name, see *T. recurva* Hook. f.

T. intricata Nees ab Esenb. 1844, in C. Lehm. Pl. Preiss. 1, 2 : 277.

«In arenosis conchyliosis humidis prope lacum insula Rotenest, Augusto 1839. Herb. Preiss. No. 1929.».

Isotype (1 sheet): «1929. *Tillaea intricata* N. ab E. Nov. Holl. L. Preiss».

Note. LD, MEL, S, type and isotypes.

T. macrantha Hook. f. 1841, Icon. Pl. 4 : 310; 1853—59, Fl. Tasman. (Bot. Antarct. Voyag; Pt. IV) 1 : 145, pl. 310.

«Nob. Hook Ic. Pl. t. 310 (Gunn 1117)».

Isotypes (2 sheets): «*Tillaea macrantha*, H. f. Hab. Tasmania Coll. R. G. Gunn, s. n. Ex Herb. Hooker».

Note. Holotype is preserved in K.

T. paludosa Schld. ex W. Lechler, 1857, Berberides Am. Austr. : 54, nom. nud.

«*T. palludosa* Schl. 472».

Note. Invalid name, see *Crassula paludosa* Schld. ex K. Reiche.

T. pedunculata Sieb. ex J. A. et J. H. Schultes 1827, Mantissa 3 : 345, nom. nud. pro syn. ad *T. sieberiana* J. A. et J. H. Schultes.

Note. Invalid name, see *T. sieberiana* J. A. et J. H. Schultes.

T. pedunculata Sieb. ex DC. 1828, Prodr. 3 : 382, nom. nud. pro syn. ad *T. verticillaris* DC.

Note. Invalid name, see *T. sieberiana* J. A. et J. H. Schultes.

T. purpurata Hook. f. 1847, Lond. J. Bot. 6 : 472.

«Hab. Formosa [Isl. Tasmania, Van Diemen's Land], abundant in marshes; Gunn. 1. *Bulliarda recurva. Tillaea verticillaris*, Hook., Ic. Plant. t. 295. Hab. Inundated places, common, Gunn.: v. v. n.».

Isotype (1 sheet): «*Tillaea purpurata* H. f. Tasmania. Coll. R. G. Gunn. Ex Herb. Hook.».

Note. With the pencil drawings of flower. Holotype is preserved in K.

T. radicans Phil. 1872. Anal. Univ. Chile, 41 : 719.

Isotype: «Prof. Philippi pl. chilens. 917. *Tillaea radicans* Ph.-Phil. S. Fernando».

Note. Cf. Bywater and Wickens, 1984: «Type: Chile, rio Tinguiririca, San Fernando, Philippi s. n. (holo SGO)».

T. sieberiana J. A. et J. H. Schultes, 1827, Mantissa, 3 : 345. — *T. verticillaris* DC. 1828, Prodr. 3 : 382, nom. superfl. — *T. pedunculata* Sieb. ex J. A. et J. H. Schultes, 1827, l. c. : 345, nom. nud. pro syn.; Sieb. ex DC. 1828, l. c. : 382, nom. nud., pro syn.

«*T. pedunculata* Sieb. Herb. nov. Holl. Nro. 173. In Nova Hollandia. Sieber».

Isotypes (2 sheets): «N 173, *Tillaea pedunculata. T. verticillaris* DC. Sieber, fl. Nov. Holland», «Fl. Novae Holl. N 173. Herb. Fischer», «Fl. Nov. Holl. N 173 l. Sieb. et h. Schrad.» Also the Isotype for *T. verticillaris* DC.

Note. M — holo; G-DC, K, MEL — iso.

T. (*bulliarda*) *stuartii* F. Mull. 1853, First Report : 11 (cf. F. Muller, 1881, Fragm. Phytogr. Austr. 11 : 118).

Isotypes? (2 sheets): «Plantae Mullerianae. *Tillaea* (*bulliarda*) *stuartii* F. M. Nov. Holland. meridional.» and: a) «*Tillaea stuartii* F. Mull. Maneroo. Nov. Holl. austr. Dr. Muller. Herb. W. Jones», b) «Plantae Mullerianae. *Tillaea* (*bulliarda*) *stuartii* F. M. Nov. Holland. meridional.».

T. verticillaris DC. 1828, Prodr. 3 : 382.

«In Nova Hollandia. *Tillaea pedunculata* Sieb! pl. exs. Nov.-Holl. N 173, non Smith».

Note. See *T. sieberiana* J. A. et J. H. Schultes.

LITERATURE CITED

Губанов И. А. Сем. *Crassulaceae* DC. // Каталог типовых образцов сосудистых растений гербария Московского университета. М., 1993. С. 62.

Bywater M., Wickens G. E. New World species of the genus *Crassula* // Kew Bull. 1984. Vol. 39. P. 699—728, figs. 1—7.

Moore T. Crassulaceae // The vascular flora of the Falkland Islands. New York, 1968. P. 75.

Toelken H. R. The species of *Crassula* L. in Australia // J. Adelaide Bot. Gard. 1981. Vol. 3. N 1. P. 57—90.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
E-mail: byalt@herb.bin.ras.spb.ru

Получено 16 IV 1998

РЕЗЮМЕ

В статье приводится список аутентичных образцов ряда видов толстянковых *Crassulaceae*, описанных из Австралии, Тасмании и Южной Америки и хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

В списке представлена следующая информация: а) научное названис таксона в соответствии с базионимом; б) место публикации таксона; в) цитата из протолога, относящаяся к типу таксона; г) категория типа; д) полная цитата этикетки и е) в ряде случаев краткие комментарии. Синонимика и современные научные названия не приводятся.

УДК 582.734.4(470.32)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 12

© **А. А. Артамонов**

О РАСПРОСТРАНЕНИИ *ROSA KUJMANICA* (*ROSACEAE*)

A. A. ARTAMONOV. ON THE RANGE OF *ROSA KUJMANICA* (*ROSACEAE*)

Приведены местонахождения *Rosa kujmanica* в Центральном Черноземье.

Ключевые слова: *Rosa kujmanica*, Центральное Черноземье.

Вид *Rosa kujmanica* Golits. описан (Голицын, 1949а, 1954) с востока Среднерусской возвышенности из долины р. Куйманка (в настоящее время это территория Липецкой обл.). Позднее указывалось на присутствие вида в Белгородской, Воронежской и Орловской областях (Голицын, 1963; Камышев, 1978, и др.). Подробному рассмотрению этих указаний и посвящена наша публикация.

1. «Рязанская обл., Лебедянский р-н (в настоящее время Липецкой обл.), окр. д. Сергиевка (уже не существует, ближайший населенный пункт — с. Докторово — находится в 6.6 км юго-западнее), овраг Куйманка, склоны бокового овражка, заросли шиповника, 11 VIII 1947, С. Голицын» (LE, VU) (Голицын, 1949а, б, 1954 и др.). Куйманку мы посещали в 1993—1996 гг. *R. kujmanica* отмечена нами на среднем участке долины Куйманки на протяжении 3 км (по тальвегу), начиная от левобережного оврага (ориентир: летний лагерь крупного рогатого скота на плато в середине справа, близ (0.6 км) существовавшего прежде пос. Моховое) и кончая правобережным овражком, в верховье которого, на плато, растет саженый сосновый лес. Ширина долины около 300 м. Площадь популяции *R. kujmanica* в бассейне р. Куйманка составляет около 100 га (Голицын, 1949б, 1954). Участок, как и весь бассейн реки, малолесен. *R. kujmanica* растет по склонам и днищу балки, выходит на присклоновое плато, образует заросли с участием *Rhamnus cathartica* L., *Prunus spinosa* L., *Spiraea litvinowii* Dobrocz., *Amygdalus nana* L., *Cerasus fruticosa* Pall., кроме того, встречается под пологом пойменного разреженного ивняка (*Salix fragilis* L.) и по опушкам нагорных березово-дубовых лесков. На указанном участке долины Куйманки нами были отмечены также *Rosa spinosissima* L. (две ценопопуляции — 100 и 150 м^2) и *R. majalis* Herrm. (обычно).

2. «Рязанская обл., Трубетченский р-н (в настоящее время Лебедянский р-н Липецкой обл.), окр. пос. Моховое (уже не существует, ближайший населенный пункт — с. Докторово — находится в 7 км юго-западнее), осиновый колок, обильно, 11 VIII 1947, Н. Виноградов, С. Голицын» (LE) (Голицын, 1949а, 1954 и др.). В указанном месте *R. kujmanica* нами не найден. В настоящее время на водоразделе Куйманка—Сухая Лубна в островных лесках (дуб, береза, осина и др.) отмечаются *R. majalis* и *R. glauca* Pourr. Небольшие заросли *R. kujmanica* обнаружены нами 25 VIII 1996 г. несколько юго-западнее «кустов» на целинной лугово-степной полосе.

3. «Липецкая обл., Липецкий р-н, окр. д. Спасское Чириково, балка Сухая Лубна, урочище Быкова Шея» (Голицын, 1970; Голицын, Данилов, 1977; Двуреченский и

др., 1982; Машкин и др., 1982; Тихомиров и др., 1988; Федотов и др., 1993). Указание гербарным материалом не подтверждается.

Нами вид не отмечался (1988—1996 гг.). По-видимому, в статье С. В. Голицына (1970) была допущена опечатка, повлекшая за собой ряд необоснованных ссылок.

4. «Липецкая обл., Краснинский р-н, окр. с. Яблоново, урочище Плющань, участок 4б, нижняя часть каменистого западного склона, 12 VIII 1961, С. Голицын» (VU) (Голицын, 1967, 1970; Голицын, Данилов, 1977, и др.). В 1963 г. С. В. Голицын отмечал 2 куртины *R. kujmanica.*[1] Последний гербарный сбор относится к 1968 г. (VU). Нами вид не зафиксирован (1988—1996 гг.), так как, по-видимому, исчез из-за сильного зарастания урочища лесом.

5. «Орловская обл., Русско-Бродский р-н, окр. с. Труды (в настоящее время Ливенского р-на), юго-западный склон, заросли, 4 VIII 1949, Н. Виноградов, С. Голицын (определил как *Rosa spinosissima* L.?)» (VU) (Голицын, 1954). На наш взгляд, указанный экземпляр представляет собой *R. kujmanica.* Последующих сборов не было. Наша экскурсия 25 V 1996 г. от д. Колчанка по левобережному склону долины р. Жерновец до ее устья и по левому берегу р. Труды от с. Новая Деревня Верховского р-на до с. Труды Ливенского р-на дала отрицательный результат.

6. «Орловская обл., Ливенский р-н, окр. д. Калиновка, по левому берегу р. Речица, вершина южного склона, заросль, 7 VIII 1949, Н. Виноградов, С. Голицын» (VU) (Голицын, 1954, 1963; Камышев, 1978, и др.). Впоследствии сборы не делались. На маршруте с. Речица—с. Покровка (левобережный склон долины р. Речица) 24 V 1996 г. вид нами не найден.

7. «Воронежская обл., Шаталовский р-н, северные окр. с. Боровая Потудань (в настоящее время Старооскольского р-на Белгородской обл.), Мелавский лог, урочище Шубенка, южный меловой склон, 24 IX 1953, С. Голицын» (VU) (Виноградов, Голицын, 1956; Голицын, 1963). Нами указанный сбор переопределен на *Rosa spinosissima* L. В настоящее время урочище находится в границах Курской обл.: Горшеченский р-н, южные окр. с. Новое Меловое, суходольное верховье р. Боровая Потудань (Мелавский, или Голиков, лог). 9 VIII 1996 г. на левобережном задернованном меловом склоне лога нами отмечено совместное произрастание *R. kujmanica*, *R. spinosissima* и *R. majalis* (LE, VU). Площадь смешанной популяции 0.6 га. *R. spinosissima* мы встретили еще в 2 близлежащих местах на площади 10 и 1.5 м^2. Все 3 местонахождения расположены по левобережному склону Мелавского лога на отрезке, ограниченном с юга высоковольтной линией электропередач, а с севера — боковым оврагом, близ вершины которого находится летний лагерь крупного рогатого скота.

Таким образом, в результате проверки гербарных материалов и литературных указаний подтверждено существование на Среднерусской возвышенности двух локальных популяций *R. kujmanica* (куйманская и потуданская). Ограниченное распространение вида позволяет рассматривать его в качестве неоэндемика (Голицын, 1954; Хржановский, 1958). *R. kujmanica* является примером гибридогенного и политопного видообразования. На гибридное происхождение *R. kujmanica* (*R. spinosissima* × *R. majalis*) указывали многие авторы (Голицын, 1954; Хржановский, 1958, и др.). Совместное произрастание указанных видов говорит о возможности этого процесса (до последнего времени *R. spinosissima* на Куйманке и Потудани просматривали или неверно определяли).

Работа выполнена при финансовой поддержке Фонда Дж. Сороса и Российской академии естественных наук (1993 и 1994 гг.).

---

[1] См. рукопись С. В. Голицына «Список высших растений (без мхов) Центрального Черноземья». 1963. 151 с. (Архив заповедника «Галичья Гора»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградов Н. П., Голицын С. В. Ледниковые реликты внутри эрратики. Заметки о флоре и растительности бассейна р. Потудани // Тр. Воронеж. гос. ун-та. 1956. Т. 36. Почв.-бот. вып. С. 97—106.

Голицын С. В. Описание новых видов: кизильник алаунский, шиповник куйманский // Справочник по семенам. Бот. сад Воронеж. гос. ун-та. 1949а. Вып. 1(10). С. 97—98.

Голицын С. В. Среднерусские расы *Chrysanthemum sibiricum* Fisch. s. l. в ботаническом саду ВГУ // Бюл. о-ва естествоиспытат. при Воронеж. гос. ун-те. 1949б. Т. 5. С. 21—28.

Голицын С. В. Новый вид шиповника из средней полосы европейской части СССР // Бот. материалы Гербария Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. М.; Л., 1954. Т. 16. С. 184—191.

Голицын С. В. Плющань — новый заповедник // Заря (Краснинский р-н Липецкой обл.). 1967. 27 мая.

Голицын С. В. Реликтовые растения — живые ископаемые нашего края // Природа Липецкой области и ее охрана. Воронеж, 1970. С. 120—127.

Голицын С. В., Данилов В. И. Флора Быковой Шеи и Плющани // Материалы к познанию природы Галичьей Горы. Воронеж, 1977. С. 23—43.

Двуреченский В. Н., Григорьевская А. Я., Дроздов К. А. По известняковым кручам. Ландшафтные участки Галичьегорского отрезка // Долина Дона: природа и ландшафты. Воронеж, 1982. С. 70—86.

Камышев Н. С. Флора Центрального Черноземья и ее анализ. Воронеж, 1978. 116 с.

Машкин С. И., Лебедева Л. Ф., Дедюлина И. И. Хромосомные числа и уровни плоидности у представителей семейства розоцветных, произрастающих на территории заповедника «Галичья Гора» // Исследование растительного и животного мира заповедника «Галичья Гора». Воронеж, 1982. С. 43—48.

Тихомиров В. Н., Григорьевская А. Я., Казакова М. В. Сосудистые растения заповедника «Галичья Гора». М., 1988. 82 с. (Флора и фауна заповедников СССР).

Федотов В. И., Двуреченский В. Н., Григорьевская А. Я. и др. Особо охраняемые ландшафты Липецкой области (каталог). Липецк, 1993. 70 с.

Хржановский В. Г. Розы. М., 1958. 497 с.

Заповедник «Галичья Гора»
П/о Донское, Липецкая обл.

Получено 26 III 1998

SUMMARY

The result of the examination of the herbarium materials and literary guides confirmed the growth of *Rosa kujmanica* Golits. in the Kuyimanka river valley (Lipetsk region) and Potudan river valley (Kursk region), which makes it possible to consider this species a neoendemic of Central-Russian Hills. Special attention is paid to the hybridogenic and polytopic origin of this species.

УДК 581.522 : 582.669.2

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 12

© А. И. Пяк, А. Л. Эбель

ГЕОГРАФИЯ И БИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЭНДЕМИКА ЮГО-ВОСТОЧНОГО АЛТАЯ *MESOSTEMMA MARTJANOVII* (*CARYOPHYLLACEAE*)

A. I. PYAK, A. L. EBEL. GEOGRAPHY AND BIOECOLOGICAL FEATURES OF AN ENDEMIC PLANT OF SOUTH-EASTERN ALTAI MOUNTAINS, *MESOSTEMMA MARTJANOVII* (*CARYOPHYLLACEAE*)

Исследованы современное распространение и биоэкологические особенности узколокального эндемика юго-восточного Алтая *Mesostemma martjanovii*. Приведены материалы по поясно-высотной приуроченности вида и даны характеристики его основных местообитаний. Составлена карта, отражающая особенности современного ареала вида.

Ключевые слова: *Mesostemma martjanovii*, Алтай, биоэкологические особенности.

Согласно мнению выдающегося ботанико-географа А. И. Толмачева (1958), ареал служит нам в какой-то степени «зеркалом истории вида». Даже при традиционном понимании ареала как части земной поверхности или водной акватории, на которой обитает тот или иной таксон, полученные данные дают богатейший материал для реконструкции истории формирования флор, что подтверждается огромным числом ставших уже классическими научных публикаций (Крылов, 1898; Литвинов, 1902; Толмачев, 1948; Ильин, 1958, и др.). Несомненно, что более детальное изучение особенностей распространения отдельных видов с учетом их экотопологической, высотной и других характеристик в сочетании с критическим анализом данных из смежных областей знаний, может служить основой для построения наиболее вероятных палеогеографических реконструкций. Особенно интересны в этом плане реликтовые и эндемичные виды биоты, само появление и существование которых обусловлено именно теми событиями, разгадка которых поможет восстановить истинную картину эволюции природы в прошлом.

Наиболее интересным регионом для решения проблем реконструкции четвертичной истории Сибири является территория юго-восточного Алтая (Ревушкин, Рудой, 1995). В этом фрагменте огромной системы гор и межгорных впадин, занимающей всю центральную часть Азии, в силу его особого пограничного положения и специфики рельефа сохранились и сосредоточены на относительно небольшой территории многочисленные следы последних событий плейстоцена как в косной, так и в живой среде (Ревушкин, Рудой, 1995). В настоящее время имеется обширная географическая литература, включающая фактические данные, результаты их анализа и интерпретации. На их основе предложены различные (в том числе взаимоисключающие) модели эволюции региона. Материалов же, касающихся биоты, в частности характеризующих особенности растительного покрова этой территории, пока явно недостаточно. Весьма информативными в этом отношении должны быть исследования выявленных ранее индикаторных флористических комплексов (Ревушкин, 1995). К одному из них, а именно к флористическому комплексу каменистых местообитаний верхних уровней гор и относится *Mesostemma martjanovii* (Krylov) Ikonn. — наиболее северный вид центрально-азиатского рода *Mesostemma* Vved. (Иконников, 1976).

История изучения вида

M. martjanovii описан П. Н. Крыловым (Krylov, 1902) по сборам, проведенным им в истоках Тётё и Джело на Северо-Чуйском хребте Горного Алтая. Растение было названо *Stellaria martjanovii* Kryl. и отнесено автором вида к центрально-азиатской секции *Leucostemma* Benth. et Hook (Krylov, 1902). Позднее в статье «Фито-статистический очерк альпийской области Алтая» Крылов (1931а) дает некоторые сведения об этом интересном растении, в частности, указывает, что *M. martjanovii* встречается на южных щебнистых склонах в сообществах, отнесенных им к скальной растительности тундровой зоны, в подзоне, названной в соответствии с другими ее подзонами термином «каменистой тундры». Эти же сведения повторены и во «Флоре Западной Сибири» (Крылов, 1931б). Два новых местонахождения этого растения несколько расширяют представления о его распространении: А. С. Ревушкин (1988) собрал *M. martjanovii* в верховьях р. Талдуры на Южно-Чуйском хребте, а Н. В. Ревякина (1996) — на старой морене ледника Малый Актру на Северо-Чуйском хребте. В «Красной книге РСФСР» В. Б. Куваев (1988) приводит *M. martjanovii* для Курайского хребта, но не указывает точного местонахождения. Материалы остальных сводок, касающихся флоры Алтая (Шишкин, 1936; Редкие..., 1980; Власова, 1993; Манеев, 1996), практически повторяют вышеуказанные сведения и ничего принципиально нового не вносят. По известным в настоящее время данным, *M. martjanovii* встречается довольно редко в субальпийском поясе на щебнистых субстратах преимущественно южной экспозиции и обычно с невысоким обилием.

Таким образом, за почти вековую историю с момента открытия вида очень незначительно изменились представления об ареале вида и практически ничего не известно о его биоэкологических особенностях.

Основная цель наших исследований — по возможности полное выявление современного распространения, изучение экотопологической приуроченности, познание особенностей высотного распределения и фитоценологии *M. martjanovii*.

Материал и методика

В 1989—1997 гг. для выявления общей картины распространения *M. martjanovii* провели многочисленные рекогносцировочные маршрутные исследования, охватившие достаточно обширный район юго-восточного Алтая.

По результатам исследований составили точечно-контурным методом карту ареала *M. martjanovii* и выделили ценоареал вида.

Территорию в пределах ценоареала вида исследовали детально: она была покрыта сетью маршрутов, в ходе которых вели визуальные наблюдения и выборочные описания. Затем на склонах разных экспозиций выделили ключевые участки, на которых проложили трансекты, пересекающие их снизу вверх, для выявления особенностей высотного распределения, экологии и фитоценологии вида. Всего сделано около 100 геоботанических описаний, собраны материалы, характеризующие условия различных местообитаний, проведены по возможности полные сборы гербарного материала, отражающие разнообразие и особенности изученной флоры.

После предварительной камеральной обработки все полевые материалы были введены в соответствующий банк данных и обработаны с помощью компьютерной программы IBIS 3.0 (Зверев, 1995, 1997).

Результаты и их обсуждение

В результате рекогносцировочных маршрутов были повторены сборы из всех известных ранее местонахождений, обнаружены новые, а также выделены территории, на которых вид в настоящее время достоверно отсутствует (см. таблицу).

На карте ареала *M. martjanovii* (рис. 1) видно, что основная его часть приурочена к высокогорному обрамлению Курайской котловины. Ценоареал вида охватывает высокогорную часть Курайского хребта в истоках ручья Ортолык (Тюргень) и частично р. Курайки (рис. 1) и локализован на южном и юго-западном макросклоне достаточно обособленного высокоподнятого горного массива Ортолык (3446 м над ур. м.), являющегося северной оконечностью Курайского хребта. (Интересно, что сходную картину распространения на этой территории имеют другие виды, относящиеся в основном к группе ультраореофитов — *Potentilla biflora* Willd., *Saussurea glacialis* Herd., *Leiospora exscapa* (C. A. Mey.). Dvořák, *Draba oreades* Schrenk, *Dryadanthe tetrandra* (Bunge) Juz., *Waldheimia tridactylites* Kar. et Kir.).

В пределах ценоареала *Mesostemma martjanovii*, будучи петрофитом, встречается практически повсеместно (и часто с достаточно высоким обилием — sp.) на каменистых экотопах. Наиболее характерен на хорошо увлажненных, подвижных, мелкощебнистых осыпях, где в отсутствие напряженной конкуренции со стороны других видов часто выступает в роли содоминанта, реже доминанта сообществ. Несмотря на низкое проективное покрытие этих сообществ и относительную бедность видового состава, они отличаются высокой стабильностью. Можно выделить большую группу растений, почти постоянно сопутствующих *M. martjanovii*: это в первую очередь такие виды, как *Cerastium lithospermifolium* Fish., *Poa attenuata* Trin., *Papaver pseudocanescens* M. Pop., *Leiospora exscapa*, *Veronica macrostemon* Bunge, *Allium altaicum* Pall., *Valeriana petrophila* Bunge, *Crepis nana* Richards., *Dracocephalum origanoides* Steph., *Trisetum altaicum* Roshev. и др.

Достаточно обычно *Mesostemma martjanovii* встречается и на каменистых незадернованных склонах, но с более низким обилием (sol). Реже вид произрастает на

Местонахождения *Mesostemma martjanovii* на Алтае
по сборам авторов в 1989—1997 гг.

Номер местонахождения	Местонахождение, местообитание	Год сбора	Коллекторы
1	Южно-Чуйский хр., бассейн р. Талдура, левый борт долины р. Мохро-Оюк, альпийский пояс, 2800 м над ур. м., юго-западный склон, крупнокаменистая слабозадернованная осыпь	1989	А. С. Ревушкин, А. И. Пяк, Н. М. Пяк, А. А. Зверев
2	Северо-Чуйский хр., оз. Верхне-Шавлинское, альпийский пояс, западный склон, мелкощебнистая осыпь	1990	А. И. Пяк, Н. М. Пяк
3	Северо-Чуйский хр., по ручью выше оз. Нижне-Шавлинского, береговой галечник	1990	Те же
4	Северо-Чуйский хр., окрестности метеостанции Актру, альпийский пояс, щебнистая тундра	1993	С. В. Кобыленко, А. Л. Эбель, И. В. Волков
5	Курайский хр., истоки руч. Ортолык, альпийский пояс, щебнистая осыпь	1995	А. И. Пяк, А. Л. Эбель
6	Курайский хр., верховья р. Курайка, альпийский пояс, щебнистая осыпь	1997	Те же
7	Курайский хр., нижний правый приток руч. Кызылташ, альпийский пояс, мелкощебнистая осыпь	1997	» »

крупнокаменистых россыпях и скалах при условии, что они непосредственно контактируют с мелкощебнистыми осыпями. Такое поведение *M. martjanovii* во многом определяется биоморфологическими особенностями вида, которые наилучшим образом способствуют произрастанию именно в условиях подвижного, осыпающегося субстрата: мощная корневая система, как бы «заякоривающая» растение, и многочисленные, стелющиеся, слабые побеги. Будучи засыпанными, такие побеги образуют многочисленные придаточные корни, а из почек, расположенных в пазухах засыпанных листьев, вырастают корневища с удлиненными междоузлиями, которые обеспечивают быстрое отрастание надземных побегов. Слабое развитие опорных тканей определяет высокую пластичность всех органов растения и позволяет, таким образом, избежать механических повреждений, сохраняя целостность организма.

Как показали результаты изучения высотного распространения вида на мелкощебнистых осыпях, *M. martjanovii* встречается на восточных, южных и западных склонах на высотах от 2250 до 3000 м над ур. м. Наибольшая высотная амплитуда отмечается на склонах западной и южной экспозиций. При этом отмечена следующая закономерность: на склонах западной экспозиции границы распространения вида снижаются, а на склонах восточной — повышаются (рис. 2).

Значительно отличается поведение вида по берегам (днищам) пересыхающих ручьев. Не выдерживая конкуренции, *M. martjanovii* почти полностью исчезает на относительно выположенных участках, характеризующихся растительностью лугового типа, задернением зелеными мхами и относительно стабильным уровнем увлажнения. Совершенно другая картина наблюдается на участках ручья с периодическим увлажнением. Именно здесь *M. martjanovii* достигает наибольшего развития (размеры куртин, длина, количество и ветвистость побегов, размеры листьев и т. п.), образуя достаточно плотные распластанные куртины до 25—30(40) см в диам. Несмотря на то что в подобных местообитаниях наблюдается расширение высотной амплитуды вида и *M. martjanovii* может спускаться до верхнего уровня лесного пояса (заходя в

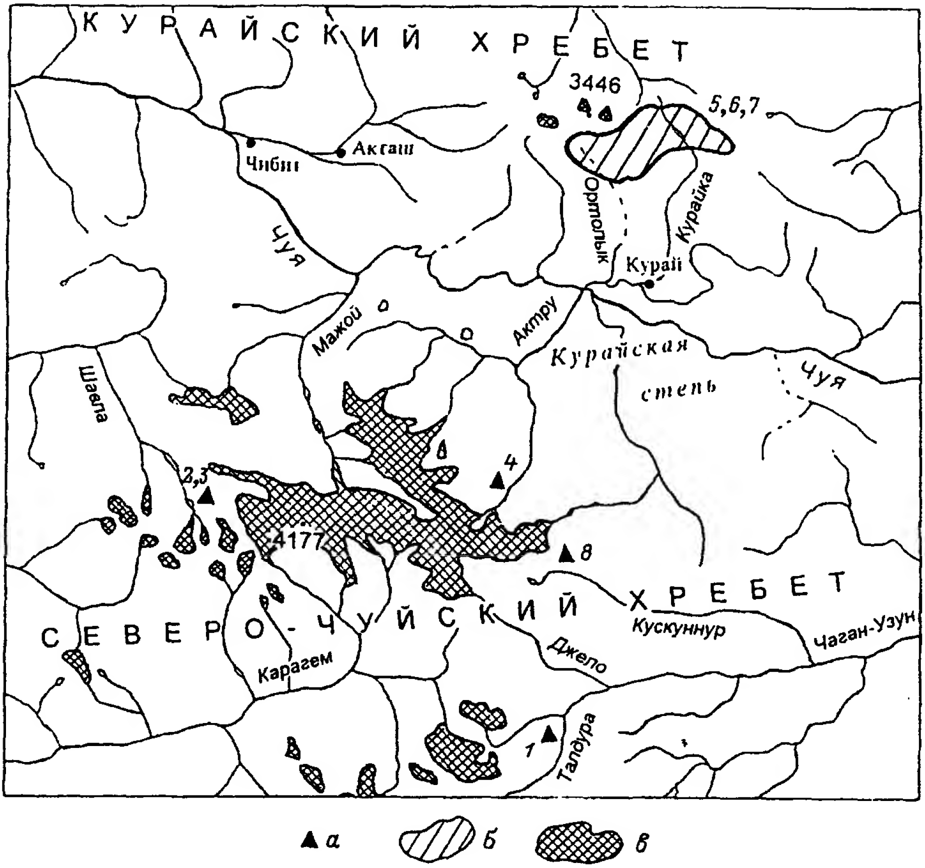


Рис. 1. Ареал *Mesostemma martjanovii*.

а — отдельные местонахождения (*1—7* — см. таблицу, *8* — locus classicus); *б* — ценоареал вида; *в* — ледники.

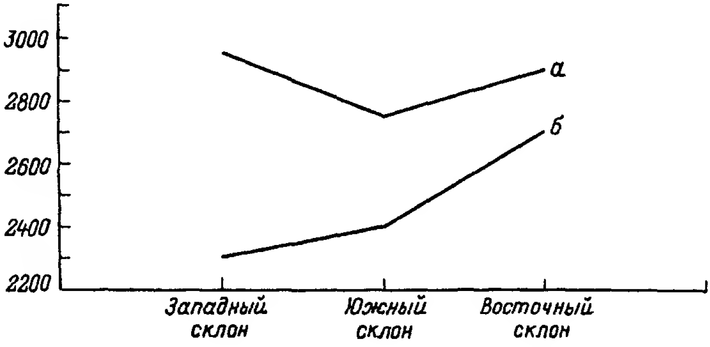


Рис. 2. Высотное распространение *Mesostemma martjanovii* в верховьях ручья Ортолык на склонах разных экспозиций.

Границы: *а* — верхняя, *б* — нижняя. По вертикальной оси — высота над ур. м., м; по горизонтальной оси — экспозиция склона.

субальпийские редколесья), здесь отмечается хорошо выделяющийся жизненный оптимум на границе альпийского и субальпийского поясов с небольшим сдвигом вверх в сторону альпийского пояса.

Реализация потенциальных возможностей вида выражается в освоении им достаточно разнообразных по экологическим условиям местообитаний (щебнистые осыпи, скалы, пересыхающие ручьи) от нижнего уровня субальпийского пояса до субнивального пояса. Несмотря на то что наиболее часто вид встречается на высотах от 2400 до 2700 м над ур. м., можно предположить, что экологический оптимум его находится несколько ниже, поскольку наибольшего развития *M. martjanovii* достигает на высотах 2200—2300 м над ур. м. В то же время, не обладая высокой конкурентной способностью, вид не проявляет высокой активности на щебнистых осыпях этого уровня.

Заключение

Изученные особенности современного распространения *M. martjanovii* позволяют сделать некоторые предположения об истории развития этого, без сомнения реликтового, вида. Учитывая, что вид локализован в настоящее время на весьма ограниченной территории (хотя и проявляет некоторую экологическую пластичность), а наиболее близкие формы встречаются в Тянь-Шане и на Памире, полностью отсутствуя на огромных промежуточных территориях, вполне обоснован вывод о достаточно древнем (вероятно, третичном) возрасте вида. Более мощное развитие растений по берегам периодически пересыхающих ручьев, более тепло-, а главное, влагообеспеченных в сочетании с лучшими условиями дренирования, и смещение оптимума на этих экотопах на более низкие уровни по сравнению со склонами позволяют предположить, что предковый вид формировался в более гумидных и теплых условиях, каковыми, видимо, были условия в высокогорьях третичного времени. Это позволило предковому виду расселиться на огромной территории высокогорий Центральной Азии. Наступившее затем прогрессирующее иссушение и похолодание климата привело к вымиранию предкового вида в первую очередь в центральной, наиболее континентальной части ареала. Дальнейшие события привели к полной изоляции и сохранению отдельных популяций в периферийных частях палеоареала и формированию на их основе современных близкородственных видов. Сохранение *M. martjanovii* именно в этой части Алтая, т. е. в северной высокой части Курайского хребта, вероятно, связано со следующими причинами. На хребтах, достаточно высоких, а следовательно, несущих достаточно хорошо развитый петрофитон, но расположенных восточнее и южнее (остальная часть Курайского, Южно-Чуйский, Чихачева и др.), вид, очевидно, исчез вследствие прогрессирующей аридизации климата. Усилению эффекта аридизации климата способствовали и обширные межгорные депрессии с развивающейся на них полупустынной и пустынной растительностью. Более северные территории (хребты Айгулакский, Иолго, Сумультинский, Семинский и др.) отличаются более спокойными формами рельефа и меньшей высотой, что в условиях более гумидного климата приводит к мощному развитию лугового и кустарникового типов растительности. Низкая конкурентная способность *M. martjanovii* вряд ли позволила бы виду выжить в таких условиях. Наиболее же высокие хребты Алтая с хорошо развитыми альпийскими формами рельефа и вполне сравнимыми климатическими условиями (Северо-Чуйский и Катунский) являются центрами современного оледенения и несомненно, что в наиболее холодные ледниковые эпохи плейстоцена ледники здесь достигали гораздо больших размеров. Современное распространение *M. martjanovii* на Северо-Чуйском и Южно-Чуйском хребтах может быть следствием расселения вида в определенные периоды голоцена, но, учитывая разобщенность этих популяций, а в случае с Талдурой и значительную удаленность от возможного рефугиума на Курайском хребте, мы более склонны считать, что они сохранились на своих местах в виде малочисленных, сильно ослабленных популяций, так и не сумевших существенно увеличить свою численность до настоящего времени. Вероятность выживания вида с подобной экологией в условиях достаточно мощного оледенения хребтов вполне допустима на крутых бортах долин, нунатаках.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96-15-97973) и Конкурсного центра фундаментального естествознания (проект № 95-01-10.0-22).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Власова Н. В. Род *Mesostemma* // Флора Сибири. Т. 6: *Portulacaceae — Ranunculaceae*. Новосибирск, 1993. С. 27—28.

Зверев А. А. Опыт разработки интегрированной ботанической информационной системы // II совещ. «Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях». СПб., 1995. С. 19—20.

Зверев А. А. Компьютерные информационные системы во флористических исследованиях // Состояние и перспективы развития гербариев Сибири. Томск, 1997. С. 23—25.

Иконников С. С. Заметки о гвоздичных (*Caryophyllaceae*) // Новости сист. высш. раст. Т. 13. Л., 1976. С. 113—120.

Ильин М. М. Флора пустынь Центральной Азии, ее происхождение и этапы развития // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1958. С. 129—229.

Крылов П. Н. Тайга с естественно-исторической точки зрения. Томск, 1898. 15 с.

Крылов П. Н. Фито-статистический очерк альпийской области Алтая // Изв. Томск. отд-ния Рус. Бот. о-ва. 1931а. Т. 3. № 1-2. С. 28—83.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1931б. Т. 5. С. 981—1227.

Куваев В. Б. Звездчатка Мартьянова // Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. С. 134—135.

Литвинов Д. И. О реликтовом характере флоры склонов Европейской России // Тр. Бот. музея АН. 1902. Т. 1. С. 76—109.

Манеев А. Г. Звездчатка Мартьянова — *Stellaria martjanovii* Kryl. // Красная книга Республики Алтай (растения). Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Новосибирск, 1996. С. 35.

Ревушкин А. С. Высокогорная флора Алтая. Томск, 1988. 320 с.

Ревушкин А. С. Исследование растительного покрова Горного Алтая в целях палеогеографических реконструкций // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Томск, 1995. С. 118—120.

Ревушкин А. С., Рудой А. Н. Проблемы реконструкции четвертичной истории природы Сибири // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Томск, 1995. С. 120—121.

Ревякина Н. В. Современная приледниковая флора Алтае-Саянской горной области. Барнаул, 1996. 310 с.

Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск, 1980. 224 с.

Толмачев А. И. Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов северного полушария // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 2. С. 61—180.

Толмачев А. И. Ареал вида и его развитие // Проблема вида в ботанике. М.; Л., 1958. Вып. 1. С. 293—316.

Шишкин Б. К. Род *Stellaria* // Флора СССР. Т. 6. М.; Л., 1936. С. 389—423.

Krylov P. N. Plantae altaicae novae // Тр. Петербург. бот. сада. 1902. Вып. 21. Ч. 1. С. 1—12.

Томский
государственный университет

Получено 17 IV 1998

SUMMARY

The results of detailed study of the present-day distribution of *Mesostemma martjanovii* (*Caryophyllaceae*), a local endemic of South-Eastern Altai, and its bioecological features are considered. The materials on the high-zone location of this species and characteristics of its basic inhabits are given. The map of the present area of the species is made.

УДК 632.51 + 581.524.3(571.56)　　Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 12.

© С. И. Миронова

ОПЫТ ГРАДИЕНТНОГО АНАЛИЗА СУКЦЕССИЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ПРОМЫШЛЕННЫХ ОТВАЛАХ В ЯКУТИИ

S. I. MIRONOVA. SOME EXPERIENCE OF GRADIENT ANALYSIS OF SUCCESSIONS ON THE MINE DUMPS IN YAKUTIA

Методом прямого градиентного анализа изучали процесс восстановительных сукцессий иа промышленных отвалах в Якутии. Определены группы видов по стадиям сукцессии. Выявлено замедление сукцессии на севере и некоторые существенные различия в ее стадиях. На севере больше терофитов и злаков, на юге — многолетних трав (включая бобовые) и древесно-кустарниковых видов.

Ключевые слова: градиентный анализ, хроноклин, возраст отвалов, стадии сукцессии, сообщества.

Одним из наиболее простых и результативных методов изучения растительных континуумов является градиентный анализ растительности (Василевич, 1969, 1983; Whittaker, 1973a, b; Уиттекер, 1980; Миркин, Наумова, 1983; Ипатов, Кирикова, 1997). Метод одинаково приемлем как для изучения связи распределения видов и факторов экологической среды, так и для описания сукцессий.

В этой статье описан опыт использования количественного одномерного прямого градиентного анализа для изучения процесса самозарастания промышленных отвалов Якутии. Поскольку возраст отсыпки отвалов легко устанавливается по маркшейдерским картам, то пространственный ряд изменения растительности может быть интерпретирован как сукцессионный ряд (Александрова, 1964). Градиентный анализ изменений растительности при зарастании отвалов был использован Н. И. Федоровым и О. Б. Горюхиным (1987).

Материал и методика

Исследовали промышленные отвалы в 2 наиболее освоенных регионах Якутии: северо-западном (Мирнинский улус) и южном (Алданский улус). На северо-западе изучали отвалы алмазных карьеров и дражных полигонов; на юге — отвалы рудника «Куранах» и дражные отвалы россыпных месторождений золота. Отвалы пустых пород карьеров и рудников состоят из рудных пород грубого механического состава, глин и суглинков со значительным содержанием пирита. Дражные отвалы россыпных месторождений золота состоят из осадочных пород более мелкой фракции. На алмазных месторождениях северо-запада высота дражных отвалов достигает 5 м, а высота карьерных отвалов — до 100 м; на юге высоты рудных отвалов ниже (15—40 м), а дражных — почти такие же. Старые отвалы (25-летние на северо-западе и 40-летние — на юге) в настоящее время претерпевают вторичное антропогенное воздействие в связи с повторными разработками участков (работа тяжелой и гусеничной техники) и влиянием строительства населенных пунктов на отработанных участках.

Мирнинский улус занимает бассейн р. Вилюй и относится к Верхне-Вилюйской области Сибирской платформы, в рельефе преобладают плато и равнины. Алданский улус расположен в бассейне р. Алдан и относится к Алданской области Сибирской платформы, в рельефе преобладают плоскогорья. Расстояние между регионами более 700 км.

Климат в районах резко континентальный. Среднемноголетняя температура января в г. Мирном достигает –32.3 °С, а г. Алдане — –27.8, температура июля одинакова — 16.8 °С. Среднегодовое количество осадков составляет соответственно 282 и 546 мм. Оба региона входят в зону повсеместного распространения многолетнемерзлых пород. Преобладающими типами почв в регионах являются мерзлотные дерновые под лиственничными лесами и мерзлотные пойменные по долинам рек. Бассейн р. Вилюй относится к подзоне северо- и среднетаежных светлохвойных лесов, бассейн р. Алдан — к подзоне среднетаежных лесов. Флора первого бассейна включает в себя 622 вида сосудистых растений, второго — 855.

Естественное зарастание отвалов идет в зависимости от природных условий районов, высоты отвалов, а также от физико-химических свойств слагающих пород. Немаловажную роль играет окружающая отвалы растительность.

Сбор материалов для ординационного анализа проводили методом парциальных выборок в границах одного класса возраста (I класс — до 5 лет, II — 6—10, III — 11—15, IV — 16—20, V — более 20 лет) и одного высотного уровня (высокий и низкий) без учета характера субстрата. Характер субстрата учитывали при классификации растительности, которая в этой статьи не рассматривается. Поскольку растительность на отвалах северо-запада появляется через 5 лет после их отсыпки, было рассчитано 4 класса возраста и получено 9 выборок. В каждом классе закладывали 50 площадок размером 2 × 2 м.

В этой статье приведены результаты градиентного анализа 2 наиболее различающихся выборок — высокого уровня отвалов северо-запада (СВ) и низкого уровня отвалов юга (ЮН).

Результаты и их обсуждение

В соответствии с методикой (Миркин, Розенберг, 1978) градиентный анализ опирается на однофакторный дисперсионный анализ. Вначале оценивается достоверность силы влияния фактора ординации, после этого все виды, показавшие достоверную зависимость распределения по градиенту, упорядочиваются по положению моды.

Результаты анализа показаны в табл. 1 и 2. Общее число видов, которые показали достоверную зависимость распределения градиента сукцессии, составляет 33 (СВ) и 87 (ЮН). Виды отвалов СВ подразделены на 4 группы: 1 — группа «сквозных» видов; 2 — виды, тяготеющие к ранним стадиям сукцессии; 3 — виды, тяготеющие к средним стадиям сукцессии; 4 — виды, тяготеющие к поздним стадиям сукцессии. Самыми распространенными являются виды средних и поздних стадий сукцессий, занимающие 81 % всего видового состава.

На отвалах ЮН также выявлено 4 группы видов: 1 — группа «сквозных» видов; 2 — виды, тяготеющие к средним стадиям сукцессии; 3 — виды, тяготеющие к поздним стадиям сукцессии; 4 — виды с двухвершинным распределением. Появление последней группы связано с вторичным влиянием человека на сообщества старых отвалов (повторная разработка тяжелой техникой, влияние поселений), способствующим вторичному усилению роли рудеральных видов. Здесь 63 вида (72 %) составляют группу более поздних стадий сукцессий.

Сукцессии, описанные на отвалах двух регионов, существенно различаются (см. рисунок, *а*, *б*). На отвалах алмазных карьеров поселение растений начинается только после 5 лет. Это объясняется суровыми природными условиями севера, сильной уплотненностью складируемых бульдозерами глыб пустых пород, большой высотой (до 100 м) отвалов, а также тем, что отвалы занимают огромные площади, что затрудняет попадание семян растений с окружающих участков. Общее число видов в первые годы зарастания достигает 18, 33 % из них — злаки. К 10—15 годам устанавливаются более или менее устойчивые рудеральные сообщества, которые сохраняются длительное время. Общее число видов колеблется в пределах 33—36, 11—15 % из них составляют злаки, 3—6 % — бобовые, остальное — виды разнотравья. В настоящее время самые старые отвалы имеют возраст 20—30 лет, и на них только отмечается появление единичных экземпляров или небольших зарослей кустарников (*Salix viminalis*, *Betula fruticosa*).

Зарастание низших отвалов идет быстрее, чем высоких. Сначала быстро поселяются единичные виды пионерных растений, но только к 15—20 годам формируются первые сообщества из рудеральных и луговых видов. По русловым отвалам в настоящее время к 25 годам появляются кустарниковые и древесные виды.

ТАБЛИЦА 1

Хроноклин восстановительной сукцессии отвалов северо-западной Якутии (верхний уровень)

Вид	Стадии сукцессии, лет					
	η^2	до 5	6—10	11—15	16—20	> 20
Виды сквозного распространения						
Chenopodium album L.	0.18	0	0.38	0.02	0.10	0.46
Chamerion angustifolium (L.) Holub	0.15	0	0.18	0.56	0.38	0.70
Arabis pendula L.	0.02	0	0.14	0.24	0.26	0.32
Виды, тяготеющие к ранним стадиям						
Artemisia jacutica Drob.	0.94	0	0.98	0	0	0
Polygonum aviculare L.	0.23	0	0.62	0.24	0.24	0.02
Artemisia mongolica (Bess.) Fisch. ex Nakai	0.09	0	0.16	0.02	0.02	0
Виды, тяготеющие к средним стадиям						
Crepis tectorum L.	0.22	0	0.12	0.68	0.60	0.26
Rubus sachalinensis Levl.	0.20	0	0.04	0.30	0	0
Elymus kronokensis (Kom.) Tzvel.	0.41	0	0.02	0.62	0.58	0
Chamomilla suaveolens (Pursh.) Rydb.	0.33	0	0.02	0.38	0.58	0
Tanacetum vulgare L.	0.10	0	0.02	0.22	0.24	0.02
Vicia cracca L.	0.18	0	0	0.48	0.38	0.16
Alopecurus arundinaceus Poir.	0.18	0	0	0.34	0.22	0
Carduus crispus L.	0.10	0	0	0.32	0.24	0.14
Descurainia sophia (L.) Webb ex Prantl	0.11	0	0	0.30	0.20	0.08
Poa pratensis L.	0.19	0	0	0.24	0	0
Lappula squarrosa (Retz.) Dumort.	0.05	0	0	0.16	0.12	0.06
Draba nemorosa L.	0.07	0	0	0.14	0.10	0
Achillea millefolium L.	0.06	0	0	0.12	0.04	0
Elytrigia repens (L.) Nevski	0.04	0	0	0.06	0.08	0
Plantago media L.	0.07	0	0	0.02	0.12	0
Виды, тяготеющие к более поздним стадиям						
Hordeum jubatum L.	0.10	0	0.30	0.40	0.58	0.70
Puccinellia hauptiana V. Krecz.	0.14	0	0.08	0.20	0.46	0.48
Salix viminalis L.	0.08	0	0	0.22	0.14	0.26
Rumex crispus L.	0.08	0	0	0.18	0.24	0.28
Castilleja rubra (Drob.) Rebr.	0.05	0	0	0.10	0.04	0.16
Poa botryoides (Trin. ex Griseb.) Kom.	0.24	0	0	0	0	0.30
Carex limosa L.	0.21	0	0	0	0	0.26
Betula fruticosa Pall.	0.19	0	0	0	0	0.24
Larix gmelinii (Rupr.) Rupr.	0.16	0	0	0	0	0.20
Festuca rubra L.	0.09	0	0	0	0	0.12
Carex pediformis C. A. Mey.	0.09	0	0	0	0	0.12
Erigeron acris L.	0.07	0	0	0	0.02	0.10
Число описаний		0	50	50	50	50

Примечание к табл. 1 и 2. η^2 — сила влияния фактора.

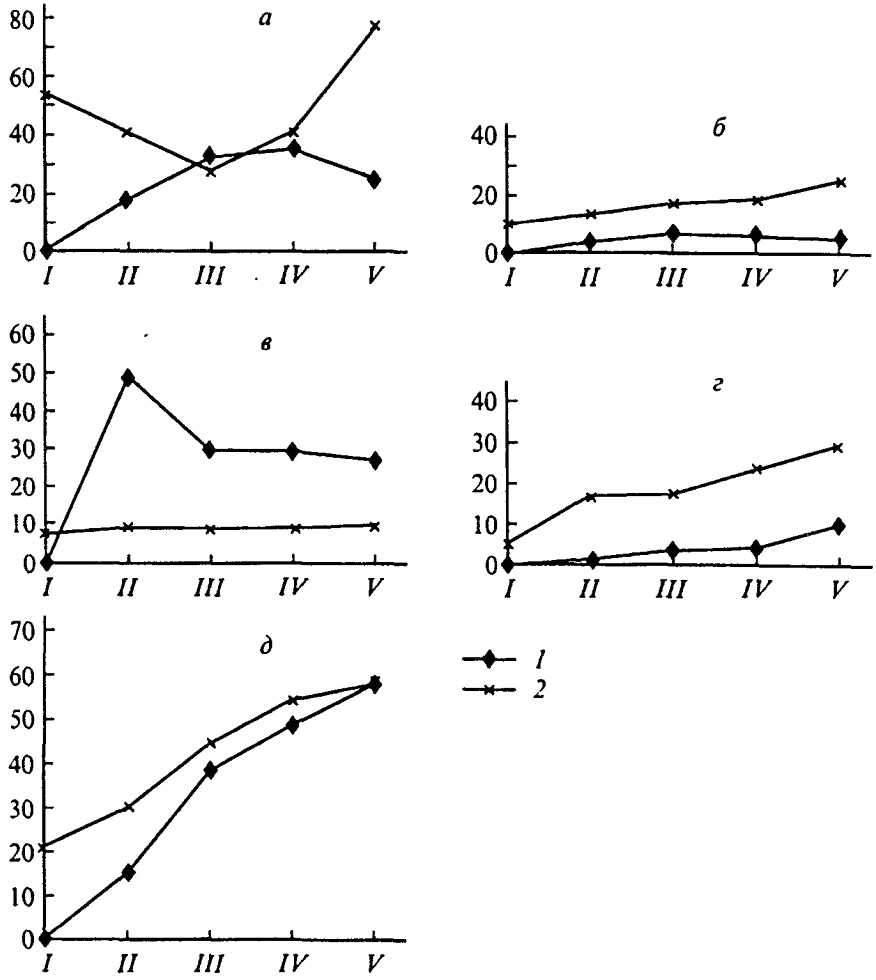
ТАБЛИЦА 2

Хроноклин восстановительной сукцессии отвалов южной Якутии (нижний уровень)

Вид	Стадии сукцессии, лет					
	η^2	до 5	6—10	11—15	16—20	> 20
Виды сквозного распространения						
Tanacetum vulgare L.	0.16	0.72	0.36	0.26	0.52	0.78
Artemisia mongolica (Bess.) Fisch. ex Nakai	0.17	0.60	0.90	0.94	0.96	0.60
Trifolium repens L.	0.22	0.42	0.08	0.64	0.10	0.50
Chamerion angustifolium (L.) Holub	0.09	0.38	0.08	0.20	0.34	0.48
Elymus kronokensis (Kom.) Tzvel.	0.16	0.24	0.52	0.44	0.86	0.52
Agrostis stolonifera L.	0.17	0.18	0.38	0.76	0.40	0.66
Lactuca sibirica (L.) Maxim.	0.05	0.06	0.30	0.24	0.20	0.30
Plantago major L.	0.05	0.02	0.04	0.12	0.12	0.20
Виды, тяготеющие к ранним стадиям						
Puccinellia hauptiana V. Krecz.	0.09	0.16	0	0	0	0.06
Beckmannia syzigachne (Steud.) Fern.	0.05	0.10	0.08	0.12	0	0
Lathyrus pilosus Cham.	0.07	0	0.08	0	0	0
Agrostis gigantea Roth	0.05	0	0.06	0	0	0
Виды, тяготеющие к средним стадиям						
Asrtagalus schelichowii Turcz.	0.22	0.22	0.52	0.06	0.46	0.02
Equisetum arvense L.	0.05	0.16	0.02	0.20	0.04	0.08
Melilotus albus Medik.	0.15	0.02	0.04	0.44	0.20	0.20
Salix hastata L.	0.05	0.02	0.28	0.24	0.16	0.20
Polygonum amphibium L.	0.04	0.02	0.02	0.12	0	0.08
Taraxacum ceratophorum (Ledeb.) DC.	0.24	0	0.02	0.48	0.08	0.20
Galium davuricum Turcz. ex Ledeb.	0.10	0	0	0.12	0	0
Spergularia marina (L.) Griseb.	0.06	0	0	0.10	0.02	
Galium boreale L.	0.01	0	0	0.02	0	0
Виды, тяготеющие к более поздним стадиям						
Vicia cracca L.	0.08	0.34	0.36	0.38	0.50	0.72
Sonchus arvensis L.	0.16	0.26	0.20	0.12	0.10	0.58
Elytrigia repens (L.) Nevski	0.27	0.14	0	0	0.18	0.54
Trifolium pratense L.	0.28	0.14	0.16	0.66	0.52	0.80
Salix viminalis L.	0.16	0.08	0.14	0.18	0.34	0.56
Calamagrostis langsdorffii (Link) Trin.	0.26	0.06	0.10	0.20	0.56	0
Plantago media L.	0.19	0.04	0.14	0.18	0	0.46
Euphrasia jacutica Juz.	0.27	0.02	0.04	0.34	0.34	0.66
Silene repens Patrin	0.31	0.02	0.04	0.04	0.02	0.48
Ranunculus borealis Trautv.	0.14	0.02	0.06	0.18	0.20	0.24
Poa pratensis L.	0.07	0.02	0	0.06	0.10	0.10
Cahosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvorts.	0.21	0	0.54	0.32	0.40	0.66
Salix schwerinii E. Wolf.	0.35	0	0.30	0.06	0.76	0.40
Galatella dahurica DC.	0.49	0	0.02	0.10	0	0.66
Populus suaveolens Fisch.	0.33	0	0.08	0	0.20	0.58
Galeopsis bifida Boenn	0.29	0	0.02	0	0	0.36
Thalictrum simplex L.	0.27	0	0.02	0	0	0.34
Sorbaria sorbifolia (L.) A. Br.	0.15	0	0.02	0	0	0.20
Carex spaniocarpa Steud.	0.06	0	0.02	0	0	0.10
Betula fruticosa Pall.	0.14	0	0	0.16	0	0.24

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид	Стадии сукцессии, лет					
	η^2	до 5	6—10	11—15	16—20	> 20
Rumex crispus L.	0.11	0.02	0	0.02	0	0.18
Carex juncella (Fries) Th. Fries	0.05	0	0	0.12	0.08	0.12
Populus tremula L.	0.18	0	0	0.08	0.02	0.32
Achillea millefolium L.	0.68	0	0	0.06	0.04	0.81
Erysimum cheiranthoides L.	0.04	0	0	0.04	0	0.08
Trifolium lupinaster L.	0.22	0	0	0.02	0	0.28
Duschekia fruticosa (Rupr.) Pouzar.	0.17	0	0	0.02	0	0.20
Potentilla anserina L.	0.06	0	0	0	0.10	0.08
Cirsium heterophyllum (L.) Hill	0.40	0	0	0	0.02	0.48
Erodium cicutarium (L.) L'Hér	0.37	0	0	0	0	0.42
Linaria acutiloba Fisch. ex Reichenb.	0.34	0	0	0	0	0.42
Chenopodium album L.	0.29	0	0	0	0	0.34
Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz	0.27	0	0	0	0	0.32
Geum aleppicum Jacq.	0.27	0	0	0	0	0.32
Scutellaria galericulata L.	0.22	0	0	0	0	0.26
Rosa jacutica Juz.	0.20	0	0	0	0	0.24
Larix gmelinii (Rupr.) Rupr.	0.20	0	0	0	0	0.24
Rubus sachalinensis Levl.	0.17	0	0	0	0	0.20
Seseli seseloides (Turcz.) Hiroe	0.17	0	0	0	0	0.20
Lappula squarrosa (Retz.) Dumort.	0.17	0	0	0	0	0.20
Lonicera altaica Pall. ex DC.	0.15	0	0	0	0	0.18
Salix divaricata Pall.	0.13	0	0	0	0	0.16
Rosa acicularis Lindl.	0.12	0	0	0	0	0.14
Stellaria media (L.) Vill.	0.12	0	0	0	0	0.14
Cnidium davuricum (Jacq.) Turcz. ex Fisch. et Mey.	0.12	0	0	0	0	0.14
Mentha arvensis L.	0.10	0	0	0	0	0.12
Dracocephalum nutans L.	0.08	0	0	0	0	0.10
Picea obovata Ledeb.	0.08	0	0	0	0	0.10
Pinus sibirica Du Tour	0.07	0	0	0	0	0.08
Geranium pratense L.	0.07	0	0	0	0	0.08
Thymus sibiricus (Serg.) Klok. et Shost	0.07	0	0	0	0	0.08
Padus asiatica Kom.	0.07	0	0	0	0	0.08
Ribes nigrum L.	0.07	0	0	0	0	0.08
Spiraea media Franz Schmidt	0.07	0	0	0	0	0.08
Helictotrichon dahuricum (Kom.) Kitag.	0.06	0	0	0	0	0.08
Equisetum pratense L.	0.07	0	0	0	0	0.08
Chelidonium majus L.	0.05	0	0	0	0	0.06
Heracleum dissectum Ledeb.	0.05	0	0	0	0	0.06
Melilotus suaveolens Ledeb.	0.05	0	0	0	0	0.06
Sanquisorba officinalis L.	0.05	0	0	0	0	0.06
Carum carvi L.	0.05	0	0	0	0	0.06
Leucanthemum vulgare Lam.	0.05	0	0	0	0	0.06
Виды с двухвершинным распространением						
Potentilla supina L.	0.07	0.26	0.18	0.12	0.24	0
Achillea cartilaginea Ledeb.	0.11	0.24	0.06	0.04	0	0.28
Potentilla tanacetifolia Willd. ex Schlecht.	0.14	0	0.22	0	0	0.20
Число описаний		50	50	50	50	50



Общая характеристика сукцессии на отвалах горных пород в Якутии.

Выборки: *1* — СВ, *2* — ЮН (см. в тексте). По горизонтальным осям — стадии сукцессии (I — до 5 лет, II — 6—10, III — 11—15, IV — 16—20, V — более 20 лет); по вертикальным осям: *а* — видовое богатство: *б* — общее число видов, встреченных в описаниях одной стадии сукцессии, экз.; *в* — доля участия терофитов, %; *г* — доля участия древесно-кустарниковых видов, %; *д* — общее проективное покрытие, %.

На юге благодаря близости окружающей естественной растительности и благоприятным климатическим условиям с первых лет начинается бурное заселение отвалов разнообразными видами. К средним стадиям сукцессии исчезают рудеральные виды и остаются более устойчивые сорно-луговые и луговые, увеличиваются доли участия злаков до 17 % и бобовых до 18 %. На старых отвалах (возраст более 20—40 лет) наблюдается увеличение видового разнообразия за счет вторичного техногенного процесса (все старые отвалы находятся вблизи населенных пунктов) и появления кустарников и деревьев.

В зависимости от стадии сукцессии происходит смена видов на отвалах (см. рисунок, *в*, *г*). С увеличением возраста отвалов однолетние виды сменяются многолетними. Возобновление деревьев и кустарников начинается на юге с начальных стадий сукцессии, а на севере — только через 20 лет. Надо отметить, что по составу и числу видов растительность на высоких и низких уровнях отвалов наиболее близка друг к другу на первых стадиях сукцессии. Со временем на низких участках наблюдается внедрение кустарников и деревьев, тогда как на высоких уровнях сохраняется долго травянистая растительность.

Проективное покрытие травостоя является одним из показателей степени зарастания отвалов (см. рисунок, *а*). Общее проективное покрытие постепенно увеличивается по стадиям сукцессии. На севере в первые годы самовосстановления на отвалах обоих уровней проективное покрытие создается за счет разнотравья с преобладанием сегетально-рудеральных видов, доля злаков незначительна. Со временем по мере выхолаживания склонов отвалов и накопления мелкозема образуются более устойчивые сообщества с доминированием злаков, проективное покрытие которых увеличивается до 25 %. Доля участия бобовых в травостое северных отвалов незначительна.

На юге среднее проективное покрытие немного выше, чем на севере; в первые годы также преобладает разнотравье, а с формированием более устойчивых сообществ доля участия злаков и бобовых увеличивается до 50 %, причем доля участия бобовых становится выше, чем злаков.

Таким образом, ординация показала, что отвалы на северо-западе Якутии сравнительно молодые, и зарастание их идет медленно. На высоких отвалах растительность находится на уровне пионерной стадии развития с преобладанием видов начальных стадий, а на микропонижениях и на склонах отвалов доминируют виды средних и более поздних стадий сукцессии.

На низких уровнях отвалов южной Якутии виды ранних стадий сукцессии занимают более поздние отсыпки рудных пород, а на дражных отвалах преобладают виды средних и поздних стадий сукцессии, объединяющиеся в сообщества Artemisietea jacuticae. Растительность переходит на стадию более устойчивых луговых сообществ. По руслам рек и по низинам заметно возрастает постоянство деревьев и кустарников.

Выполненное исследование показало, что для изучения зарастания техногенных ландшафтов с известной датой их образования метод градиентного анализа с построением ординационной схемы динамики видов — хроноклинов — очень эффективен. Он позволяет достаточно объективно описать этот процесс, что открывает возможности для сопоставления разных сукцессий и изучения общих закономерностей процессов, протекающих в техногенных сукцессиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Изучение семян растительного покрова // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 300—447.

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 230 с.

Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 247 с.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб., 1997. 316 с.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Градиентный анализ растительности // Успехи совр. биол. 1983. Т. 95. Вып. 2. С. 304—318.

Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Фитоценология. Принципы и методы. М., 1978. 211 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980. 327 с.

Федоров Н. И., Горюхин О. Б. Закономерности формирования и классификация естественного растительного покрова на отвалах Кумертауских буроугольных разработок // Дендроэкология, техногенез, вопросы охраны природы. Уфа, 1987. С. 52—62.

Whittaker R. H. Direct gradient analysis techniques // Handb. vegetation scince. Pt. 5. Ordination and classification of vegetation. Hague, 1973a. P. 35—55.

Whittaker R. H. Approaches to classifying vegetation // Там же. 1973b. P. 325—354.

Институт прикладной экологии Севера
Академии наук Республики Саха (Якутия)
г. Якутск

Получено 10 III 1998

SUMMARY

The direct gradient analysis of successions was made. The species group of different succession stages were determined. The regularities of species richness, plant cover and dynamics of flowering spectrum were described.

УДК 581.526.3(285.2) Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 12

© Г. Ф. Ляшенко

ДИНАМИКА ВЫСШЕЙ ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

G. F. LYASHENKO. DYNAMICS OF HIGHER AQUATIC VEGETATION IN THE RYBINSK RESERVOIR

В течение 10 лет в прибрежье Рыбинского водохранилища на стационарном участке прослежена динамика площадей зарослей наиболее распространенных на водохранилище фитоценозов высшей водной растительности. Выявлены многолетние изменения флористического состава фитоценозов на геоботанических площадках.

Ключевые слова: высшая водная растительность, динамика, Рыбинское водохранилище.

С первых лет наполнения Рыбинского водохранилища на нем велись интенсивные ботанические исследования. Первые этапы развития водной растительности на вновь образовавшемся водоеме описаны в работах В. К. Богачева (1950, 1952), О. Ф. Буяновой (1954), А. М. Леонтьева (1956), А. П. Белавской (1958, 1961), Т. Н. Кутовой (1953, 1956, 1957а, б), И. Л. Кореляковой (1958, 1959), Т. Б. Томилиной (1959, 1960). Белавской и Кутовой (1966) были обобщены эти работы и выделены 5 основных этапов формирования флоры и растительности за 20-летний период существования водохранилища. Состав и сукцессии высшей водной растительности в наибольшей степени зависят от уровенного режима водоема, поэтому выделенные этапы формирования растительности в целом соответствовали различным уровенным режимам водохранилища. Так, в первые годы наибольшее распространение получили свободноплавающие и погруженные растения: *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Lemna minor* L., *L. trisulca* L., *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid., *Ceratophyllum demersum* L., *Potamogeton pusillus* L., *Utricularia vulgaris* L., так как для развития этих видов были созданы благоприятные условия среди больших массивов затопленных лесов и между многочисленными островами, косами и всплывшими торфяниками. Позднее по мере разрушения дерновины затопленной наземной растительности стали формироваться сообщества воздушно-водных растений с очень пестрым видовым составом. Появились новые сообщества из *Sparganium emersum* Rehm., *S. erectum* L., *Agrostis stolonifera* L., *Polygonum amphibium* L., *Elodea canadensis* Michx. Очень большие площади заняли заросли *Alisma plantago-aquatica* L., *Typha latifolia* L., *Carex rostrata* Stokes и *C. vesicaria* L. Произошло некоторое сокращение зарослей *Hydrocharis morsus-ranae, Utricularia vulgaris* и *Potamogeton pusillus* L. В то же время на более глубоких местах продолжали развиваться *Potamogeton gramineus* L., *P. lucens* L., *P. natans* L.

В период резких межгодовых колебаний уровня происходили существенные изменения видового состава фитоценозов. На смену предыдущим зарослям, особенно из группы свободноплавающих, пришли сообщества амфибийных видов: *Polygonum amphibium*, *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *Alisma plantago-aquatica*, *Potamogeton gramineus*, *Sium latifolium* L., *Agrostis stolonifera* и других растений, наиболее приспособленных к условиям меняющегося обводнения (Рыбинское водохранилище, 1972). В дальнейшем в группе воздушно-водных растений произошла смена доминантов.

Появились более устойчивые к колебаниям уровня ценозы воздушно-водных растений с мощной корневищной системой и преобладанием вегетативного способа размножения. Увеличились площади зарослей *Carex acuta* L. и *C. aquatilis* Wahlenb., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert, *Scirpus lacustris* L. Сократились заросли *Agrostis stolonifera*, *Typha latifolia*, *Sparganium emersum*, *S. erectum* и *Alisma plantago-aquatica*. В настоящее время воздушно-водная растительность составляет около 95 % от общей площади растительности водохранилища (Ляшенко, 1997). Развитие прибрежно-водной растительности на водохранилище идет от гидрофитного комплекса к гелофитному.

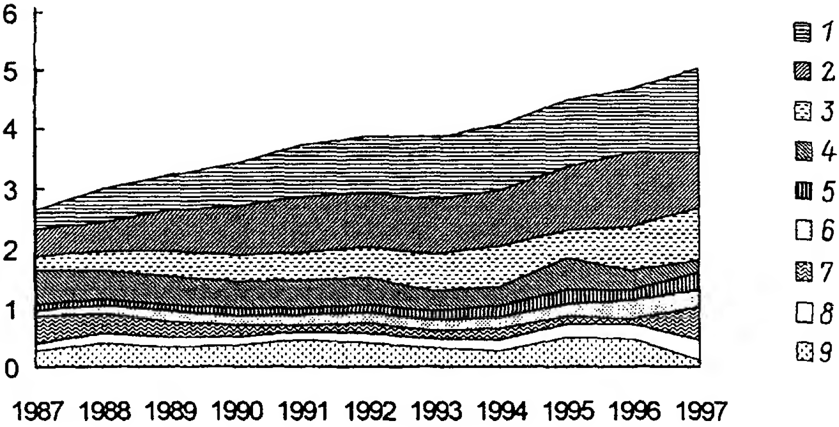
Материал и методика

Для оценки многолетних изменений наиболее распространенных фитоценозов гелофитов в зоне временного затопления заложили 8 учетных геоботанических площадок площадью 100 м^2 с наиболее распространенными на водохранилище фитоценозами: Equisetum fluviatile, Glyceria maxima, Phragmites australis, Phalaroides arundinacea, Carex acuta, Scirpus lacustris, Sparganium erectum и Rorippa amphibia. При выборе площадок и описании растительности использовали методы, изложенные в монографии В. М. Катанской (1981). Описания на геоботанических площадках производили 3 раза в год: в июне, июле и августе. При этом учитывали экологические особенности среды обитания (глубина, характер грунта и т. д.), общее состояние фитоценоза, его флористический состав, обилие каждого вида, ярусность, высоту растений и фенологическое состояние. Интенсивность зарастания учитывали посредством ежегодного картирования всего участка, который представляет собой первую надпойменную террасу с абсолютной высотой 101 м и расположен в месте слияния рек Сутки и Шуморовка. Участок подвержен ежегодному затоплению в течение 2—3 мес. Летние перепады уровня за время наблюдений не превышали 1 м. Преобладают в основном песчано-илистые грунты с остатками макрофитов. На южной и западной стороне мелководья грунты образованы песчанистыми серыми илами аллювиального происхождения, накапливающимися вследствие плохой проточности в речном заливе, что благоприятствует обильной вегетации высшей водной растительности. Наблюдения велись на протяжении 10 лет — с 1987 по 1997 г.

Результаты и их обсуждение

Распределение зарослей на изученном участке неравномерно. Более 2/3 площади приходится на заросли *Phalaroides arundinacea*, *Phragmites australis* и *Glyceria maxima*. На протяжении всего периода наблюдений площади их постоянно увеличиваются. Заметна тенденция к увеличению зарослей *Carex acuta*, *Scirpus lacustris* и видов *Salix*. За это же время обнаружено существенное сокращение площадей зарослей *Sparganium erectum*, *Typha latifolia*, *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult. и *Polygonum amphibium*. Площади зарослей *Rorippa amphibia*, *Sagittaria sagittifolia* L. и *Butomus umbellatus* L. в большей степени, чем у других видов, подвержены изменениям в зависимости от уровенного режима водоема. Общая площадь зарослей участка за наблюдаемый период увеличилась в 2 раза за счет освоения новых территорий мелководья (см. рисунок).

Из редких видов растений, обнаруженных на участке, можно отметить *Nymphaea candida* Presl. и *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla. Растения *Nymphaea candida*, встреченные в 1988, 1991, 1994 и 1995 гг., были хорошо развиты и цвели, однако это были относительно молодые экземпляры, занесенные течением реки. Устойчивых фитоценозов *N. candida* как на обследованном участке, так и в целом на мелководьях водохранилища не образует. *Bolboschoenus maritimus*, встреченный впервые в 1988 г., слабо устойчив к переменному уровню воды и находится в угнетенном состоянии. Всего на участке обнаружено 80 видов растений, что составляет 1/3 от флоры



Динамика площадей зарослей на мелководном участке в литоральной зоне Рыбинского водохранилища.

1 — *Phragmites australis*, *2* — *Phalaroides arundinacea*, *3* — *Glyceria maxima*, *4* — *Equisetum fluviatile*, *5* — *Scirpus lacustris*, *6* — *Carex acuta*, *7* — *Rorippa amphibia*, *8* — *Salix*, sp. sp., *9* — прочие. По оси абсцисс — годы наблюдений; по оси ординат — площадь, га.

водохранилища. В их число вошли не только гидрофиты, но и гигрофиты с мезофитами, произрастающие на избыточно и умеренно увлажненных местах. К гидрофитам принадлежало 32 вида, среди них погруженных растений — 16 видов, растений с плавающими ассимиляционными органами — 5, воздушно-водных — 11 видов. Эдификаторная роль принадлежит 8 видам.

В 1-й год закладки площадок названия фитоценозов соответствовали названиям эдификаторов, имеющих высокую степень доминирования и обилия. Со временем степень участия как основных, так и сопутствующих видов изменилась. На каждой площадке изменения происходили по-разному. Там, где эдификаторами выступали *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima*, *Phragmites australis*, *Phalaroides arundinacea* и *Scirpus lacustris*, обилие их в течение всего периода наблюдений оставалось высоким (soc, cop_3, cop_2 по шкале Друде). На площадках с первоначальными зарослями *Carex acuta*, *Sparganium erectum* и *Rorippa amphibia* произошли существенные изменения.

Площадка *Equisetum fluviatile*. Общее проективное покрытие площадки в пик вегетативного сезона всегда составляло 100 %. Обилие доминанта было постоянно высоким (cop_3). Численность видов в составе фитоценоза колебалась от 7 до 13. Всего на площадке за время наблюдений выявлено 29 видов, присутствие 8 из них связано только с наличием воды. Постоянно присутствовали 3 вида: *Equisetum fluviatile*, *Phalaroides arundinacea* и *Rorippa amphibia*. При существующем режиме изменения уровня водохранилища данный фитоценоз является довольно устойчивым.

Площадка *Glyceria maxima*. Общее проективное покрытие в течение всего периода наблюдений составляло 100 %. Обилие доминанта постоянно сохранялось на уровне cop_3 и только в 1988 г. достигало значения soc. Всего в фитоценозе отмечено 24 вида, а число видов по годам изменялось от 4 до 13. При увеличении среднелетнего уровня воды число видов возрастает, при снижении — уменьшается. Постоянными представителями фитоценоза являются *Glyceria maxima*, *Equisetum fluviatile* и *Rorippa amphibia*. В данном фитоценозе эдификаторная роль *Glyceria maxima* неизменна.

Площадка *Phragmites australis*. Общее проективное покрытие из года в год постоянно и к середине вегетативного сезона составляет 100 %. Обилие доминанта — cop_3. Численность видов на площадке в зависимости от уровня воды изменяется от 2 до 12. Всего за время наблюдений зарегистрирован 21 вид растений, из них постоянными являются *Phragmites australis* и *Equisetum fluviatile*. В настоящее время в зоне временного затопления водохранилища данная растительная группировка является прогрессирующей.

Площадка *Phalaroides arundinacea*. Общее проективное покрытие к моменту цветения составляет 100 %. Обилие доминанта за время наблюдения составляло cop_3 и только в 1991 г. было cop_2. Это было вызвано высоким уровнем воды в летний период, что отрицательно сказалось на развитии *Phalaroides arundinacea* и благоприятствовало разрастанию *Equisetum fluviatile*. За время наблюдения на площадке зарегистрировано 29 видов растений. Ежегодное изменение видового разнообразия — от 3 до 14. Постоянными видами являлись *Phalaroides arundinacea* и *Equisetum fluviatile*, из других видов наиболее часто отмечались *Carex vesicaria*, *Lysimachia nummularia* L. и *Stachys palustris* L. Данное сообщество является довольно устойчивым и в настоящее время широко распространено на водохранилище.

Площадка *Carex acuta*. Общее проективное покрытие грунта в середине вегетативного сезона из года в год остается стабильным и составляет 100 %. При повышении уровня воды более чем на 0.3 м проективное покрытие снижается до 60 %. При закладке площадки доминировала *Carex acuta*, на 4-й год наблюдения в разряд содоминантов перешел *Phalaroides arundinacea*, и в течение 5 лет он успешно конкурирует с *Carex acuta*. Обилие содоминантов равное и составляет cop_2. Кроме вышеупомянутых видов, постоянно встречаются *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima* и *Stachys palustris*. Из остальных видов наиболее часто отмечаются *Carex vesicaria* и *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. Всего на площадке за 10 лет зарегистрировано 29 видов растений. По годам численность видового состава изменялась от 5 до 19. Фитоценозы *Carex acuta* широко распространены в литорали Рыбинского водохранилища. Они занимают верхний уровень зоны затопления и по площади превосходят все остальные растительные сообщества.

Площадки *Scirpus lacustris*. Общее проективное покрытие грунта колеблется от 75 до 100 %. Обилие доминанта на протяжении наших наблюдений оставалось стабильным и составляло cop_3, обилие сопутствующих видов не превышало sp-sol. Всего за все время наблюдений зарегистрировано 20 видов при варьировании по годам от 3 до 13. Постоянными видами являются только *Scirpus lacustris* и *Rorippa amphibia*. Данный фитоценоз достаточно устойчив. Изменение его происходит по мере старения зарослей, когда вследствие изреживания центральной части куртин происходит внедрение новых видов. У молодых куртин видовое разнообразие пополняется в основном за счет соседствующих фитоценозов.

Площадка *Sparganium erectum*. На данной площадке фитоценоз не стабилен, в нем постоянно происходят изменения. Общее проективное покрытие грунта изменяется от 70 до 100 %. Площадка закладывалась с эдификатором *Sparganium erectum*, статус которого сохранялся в течение 3 лет. На 4-й год в разряд содоминантов перешел *Rorippa amphibia*. К 5-му году доминировал *Phalaroides arundinacea*. На 6-й год *Sparganium erectum* вновь стал доминирующим видом. В следующем году его сменили содоминанты *Rorippa amphibia* и *Equisetum fluviatile*. В последние 2 года на площадке доминирует *Equisetum fluviatile*, содоминантом является *Glyceria maxima*, здесь же постоянно присутствуют *Sparganium erectum*, *Equisetum fluviatile*, *Phalaroides arundinacea* и *Rorippa amphibia*. Из остальных видов наиболее часто встречаются *Glyceria maxima*, *Alisma plantago-aquatica* и *Stachys palustris*. Ежегодно видовое разнообразие изменяется от 5 до 13 видов, всего отмечено 25 видов. На устойчивость данного фитоценоза влияет не только уровенный режим, но и конкурентные взаимоотношения соседствующих видов, более приспособленных к условиям водоема. Площади зарослей *Sparganium erectum* на водохранилище постоянно изменяются; в последнее время, по данным ежегодного картирования, происходит заметное их уменьшение.

Площадка *Rorippa amphibia*. При закладке эдификатором был *Rorippa amphibia*. Первые 3 года наблюдений стабильность данного фитоценоза сохранялась. Обилие доминанта составляло cop_3-cop_2. После 2 маловодных летних сезонов преобладающим видом стал *Phalaroides arundinacea*, а в последние 2 сезона в разряд содоминантов перешел *Phragmites australis*. Общее проективное покрытие грунта в середине вегетативного сезона составляло 100 %. Постоянно на площадке произрастают

Rorippa amphibia, *Phalaroides arundinacea*, *Eleocharis palustris*, *Polygonum amphibium*. Из других видов наиболее часто встречаются *Butomus umbellatus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sium latifolium*, *Alisma plantago-aquatica*, *Phragmites australis* и *Agrostis stolonifera*. Всего за 10 лет наблюдений отмечено 45 видов растений — от 6 до 19 в разные годы. Нестабильность зарослей *Rorippa amphibia* характерна для всей мелководной зоны водохранилища.

Заключение

Флористический состав растительности и ее обилие в зоне временного затопления изменяются ежегодно, при значительных колебаниях среднелетнего уровня эти изменения наиболее существенны. В относительно постоянных фитоценозах *Glyceria maxima* и *Phragmites australis* прослеживается зависимость видового разнообразия от среднелетнего уровня воды на площадках. При его снижении наблюдается уменьшение числа видов в фитоценозах, при повышении — видовое разнообразие увеличивается. Для нестабильных фитоценозов *Sparganium erectum* и *Rorippa amphibia* эта зависимость противоположна. В других изучаемых фитоценозах подобной зависимости не наблюдается. Наиболее приспособленными для закрытых мелководных зон водохранилища при существующем уровенном режиме являются фитоценозы *Glyceria maxima*, *Phragmites australis*, *Phalaroides arundinacea* и *Scirpus lacustris*. Относительно постоянный уровень воды в первой половине лета способствует увеличению зарослей воздушно-водной и вытеснению амфибийной растительности.

Процесс зарастания мелководий водохранилища, с одной стороны, происходит по законам естественного зарастания водоема, а с другой, имеет специфические особенности, связанные с переменным режимом уровня воды. По характеру изменения растительности на стационарном участке можно судить о динамике зарослей высшей водной растительности только на закрытых мелководных участках Рыбинского водохранилища, где влияние ветра и волнения минимально.

Работа выполнена при финансовой поддержке фонда Государственной научно-технической подпрограммы «Биологическое разнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белавская А. П. Изменение высшей водной растительности Рыбинского водохранилища в связи с колебаниями его уровня (1954—1955) // Тр. биол. станции «Борок» АН СССР. М.; Л., 1958. Вып. 3. С. 125—141.

Белавская А. П. Ботанические наблюдения с вертолета и самолета на Рыбинском водохранилище // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 1. С. 107—108.

Белавская А. П., Кутова Т. Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Растительность волжских водохранилищ. М.; Л., 1966. С. 162—189.

Богачев В. К. О развитии водной растительности в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. станции «Борок». М.; Л., 1950. Вып. 1. С. 302—316.

Богачев В. К. Формирование водной растительности Рыбинского водохранилища // Учен. зап. ЯрПИ. Ярославль, 1952. Вып. 14(24). С. 3—106.

Буянова О. Ф. Зарастание Рыбинского водохранилища и его анофелогенность в первые годы существования // Строительство водохранилищ и проблема малярии. М., 1954. С. 121—175.

Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Л., 1981. 187 с.

Кореляков И. Л. Некоторые наблюдения над распадом перезимовавшей прибрежно-водной растительности Рыбинского водохранилища // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1958. № 1. С. 22—25.

Корелякова И. Л. О распаде скошенной прибрежно-водной растительности // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1959. № 3. С. 13—16.

Кутова Т. Н. Формирование водной и прибрежной растительности на Рыбинском водохранилище // Рыбинское водохранилище. М., 1953. Ч. 1. С. 51—82.

Кутова Т. Н. Роль гидрологического режима водохранилища в жизни растений зоны временного затопления // Тр. науч. конф. по изучению Вологодской обл. Вологда, 1956. С. 140—151.

Кутова Т. Н. Растительность зоны временного затопления // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вологда, 1957а. Вып. 4. С. 47—56.

Кутова Т. Н. Экологическая характеристика растений зоны временного затопления и влияние на нее изменений уровня воды // Там же. 1957б. С. 403—466.

Леонтьев А. М. Об изменениях растительности под влиянием первых лет затопления и подтопления Рыбинским водохранилищем // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вологда, 1956. Вып. 3. С. 27—90.

Ляшенко Г. Ф. Растительность Рыбинского водохранилища // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 11. С. 57—64.

Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972. 364 с.

Томилина Т. Б. Динамика растительности зоны временного затопления Рыбинского водохранилища в районе стационара «Борок» // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 2. С. 220—225.

Томилина Т. Б. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища в районе пос. Борок // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 1. С. 71—77.

Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН
пос. Борок, Ярославская обл.
E-mail: lyashenk@ibiw. yaroslavl. ru

Получено 15 VII 1998

SUMMARY

The dynamics of the areas of overgrowths of the most common phytocoenoses of higher aquatic vegetation was studied in the stationary littoral part of the Rybinsk reservoir for 10 years. Long-term changes in a floristic composition of phytocoenoses in geobotanical sites have been found.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.632.1(479)

© Ю. Л. Меницкий

КОНСПЕКТ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *BETULACEAE* КАВКАЗА

G. L. MENITSKY. CONSPECTUS OF CAUCASIAN *BETULACEAE* SPECIES

Представлен обзор видов сем. *Betulaceae* с синонимикой, типификацией, распространением по районам флоры Кавказа (Меницкий, 1991) и уточненными ключами для определения видов. Для флоры Кавказа приведены 3 вида рода *Alnus* и 5 видов рода *Betula* (секции *Costatae* и *Betula*); комментируются различные аспекты изменчивости кавказских берез.

Ключевые слова: Кавказ, флора, сем. *Betulaceae*.

В данной работе приводится критический конспект кавказских представителей сем. *Betulaceae* с синонимикой, типификацией, распространением по районам флоры Кавказа и ключами для определения видов по форме, принятой для издания «Конспект флоры Кавказа» (Меницкий, 1991), по материалам Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

1. Тычинок 4. Кроющие чешуи 5-лопастные, неопадающие .... 1. *Alnus* Hill.
— Тычинок 2, расщепленных, с 2-гнездными пыльниками. Кроющие чешуи 3-лопастные, опадающие .... 2. *Betula* L.

1. *Alnus* Hill

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Листья мелкозубчатые, у основания слегка сердцевидные; женские сережки одиночные (редко по 2—3) .... 4. *A. subcordata* C. A. Mey.
— Листья дважды зубчатые или дважды городчато-зубчатые, с клиновидными основаниями; женские сережки в пучках по 3—5 .... 2.
2. Женские соцветия на оси соцветия сидячие; листья крупнозубчато-пильчатые или крупногородчато-пильчатые, заостренные у верхушки, снизу по пластинке опушенные ...... 1. *A. incana* (L.) Moench.
— Женские сережки на ножках; листья дважды мелкозубчатые или мелкозубчато-пильчатые, закругленные, слегка заостренные или выемчатые у верхушки, снизу опушены только по жилкам и с бородками рыжеватых волосков в углах жилок .... 3.
3. Листья с 5—7 парами жилок, выемчатые у верхушки .... 2. *A. glutinosa* (L.) Gaertn.
— Листья с 8—10 парами жилок, коротко заостренные или закругленные у верхушки .... 3. *A. barbata* C. A. Mey.

1. *A. incana* (L.) Moench, 1794, Meth. Pl. : 124. — *Betula alnus* L. var. *incana* L. 1753, Sp. Pl. : 983. — *B. incana* (L.) L. fil. 1781, Suppl. : 407.

Описан из Европы.

ЗП; ВП: В. Ставр.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК; ВК; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд.

Указан для ЗК: В.-Куб.; ЗЗ: Рион.-Квир., Адж. (Гроссгейм, 1945 : 50, карта 36; Долуханов, 1975 : 27); для всех районов Северного Кавказа (Галушко, 1967 : 99, 1978 : 193).

Европа; Сев. Азия; Северная Америка.

2. *A. glutinosa* (L.) Gaertn. 1790, De Fruct. Sem. 2 : 54, tab. 90. — *Betula alnus* var. *glutinosa* L. 1753, Sp. Pl. : 983.

Описан из Европы.

ЗК: Адаг.-Пшиш., Уруп-Теб., В.-Куб.; ЦК: Малк.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх.

Указан для ЗК: Бело-Лаб.; ЦК: В.-Тер.; ВК: Ассо-Арг.; СЗЗ: Пшад.-Джубг.; ЗЗ: Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Месх. (Гроссгейм, 1945 : 48, карта 34; Дмитриева, 1990 : 184); для всех районов Северного Кавказа (кроме Дагестана) (Галушко, 1978 : 194). Большинство указаний сомнительны: ввиду использования неверных диагностических признаков (см. наш ключ) вид спутан с *A. barbata.*

Европа; Средиз.; Сев., Ср. Азия.

3. *A. barbata* C. A. Mey. 1831, Verz. Pfl. Cauc. : 43. — *A. denticulata* C. A. Mey. 1831, l. c. : 43. — *A. glutinosa* var. *barbata* (C. A. Mey.) Ledeb. 1851, Fl. Ross. 3 : 657; Фомин и Воронов, 1911, Опред. раст. Кавк. и Крыма, 2 : 61. — *A. glutinosa* var. *denticulata* (C. A. Mey.) Ledeb. 1851, Fl. Ross. 3 : 657. — *A. glutinosa* subsp. *barbata* (C. A. Mey.) Yaltirik, 1967, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28, 1 : 15; id. 1982, Fl. Turk. 7 : 692.

Описан из Талыша («in locis humidis, praesertim ad rivulorum et fossarum margines provinciae Lenkoran et montium Talüsch (vix altius 500 hexap. adscendit)»). Лектотип (Черепанов, 1954, in herb LE): «Ad rivulorum margines haud rara. Juny 1830 [C. A. Mey.]» (LE!).

ВП: В. Ставр., Тер.-Кум.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: Малк., В.-Тер.; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек., Н.-Кур.; ЮЗЗ: Месх.; Т.

Указан для ЗП: Аз.-Куб.; ВП: Тер.-Сул.; ВЗ: Мург.-Муровд., Караб. (Гроссгейм, 1945 : 48, карта 35); для всех районов Северного Кавказа (Галушко, 1967 : 99); для всех районов Грузии, кроме Джавахетии (Шхиян, 1964 : 321; Долуханов, 1975 : 25).

Юго-Зап. Азия (Турция, сев. Иран).

4. *A. subcordata* C. A. Mey. 1831, Verz. Pfl. Cauc. : 43. — *A. cordifolia* var. *subcordata* (C. A. Mey.) Regel, 1861, Monogr. Betulac. : 112; Boiss. 1879, Fl. Or. 4 : 1179; Фомин и Воронов, 1911, Опред. раст. Кавк. и Крыма, 2 : 59. — *A. cordifolia* auct. non Ten.: Ledeb. 1851, Fl. Ross. 3 : 658.

Описан из Талыша («Cum *A. barbata*»). Лектотип (Меницкий, h. l.): «Ad rivulorum margines et in sylvis prope Lenkoran d. 23 Maji mens. 1830 [C. A. Mey.]» (LE!).

Т.

Юго-Зап. Азия (сев. Иран).

Примечание. Указание на распространение вида в ЗЗ: Инг.-Рион. (Ладжанури: Фомин и Воронов, 1911 : 60; Гроссгейм, 1930 : 19; Шхиян, 1964 : 321) и в ВК: Кубин. (Гроссгейм, 1930 : 19) весьма маловероятны и не подтверждаются сборами и другими сводками (Гроссгейм, 1945 : 47; Прилипко, 1952 : 96).

2. *Betula* L.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Плодовые чешуи (7)8—10 мм дл. с длиной продолговатой средней лопастью; сережки 10—15 мм в диам.; плоды с крыльями ýже орешка; листья яйцевидно-эллиптические, с почти одинаковыми зубцами, без оттянутой верхушки, всегда опушены снизу только по главным жилкам длинными волосками, направленными к верхушке листа (как у наших видов *Carpinus*); стебли всегда опушенные (Sect. 1. *Costatae* (Regel) Koehne) . . . . 2.

— Плодовые чешуи 4—7 мм дл. с короткой треугольной средней лопастью; сережки до 10 мм в диам.; плоды с крыльями шире или равными орешку; листья яйцевидные или ромбические, неравнозубчатые (дважды зубчатые), всегда с оттянутыми верхушками, вполне развитые — голые или опушенные по жилкам или по пластинке мелкими короткими торчащими волосками (обычно не длиннее диаметра главной жилки); побеги голые, с железистыми бородавками или опушенные (Sect. *Betula*) . . . . 3.

2. Листья (4)6—12 см дл. с 8—11 парами вдавленных сверху боковых жилок; плодовые чешуи около 10 мм дл. с горизонтально отклоненными боковыми долями вдвое короче средней. Стебли мохнато опушенные. Дерево или крупный кустарник с беловатой корой . . . . . . 1. *B. medwediewii* Regel.

— Листья 3—5 см дл. с 5—7 парами не вдавленных сверху боковых жилок; плодовые чешуи до 8 мм дл. со средней лопастью в 1.5 раза длиннее боковых. Побеги (даже 2-годичные) тонко опушенные. Дерево с розоватой корой . . . . 2. *B. raddeana* Trautv.

3. Молодые листья и побеги опушенные, обычно быстро оголяющиеся; листья часто яйцевидные, снизу закругленные; боковые лопасти чешуй, как правило, направлены вверх или в стороны, очень редко слегка отогнуты вниз; побеги не свисающие . . . . 4.

— Молодые листья голые, смолистые; побеги голые, смолистые, иногда с крупными железистыми бородавками, у старых деревьев свисающие; листья ромбические или яйцевидные; боковые лопасти плодовых чешуй слегка отогнуты назад . . . . 3. *B. pendula* Roth.

4. У развитых листьев часто остаются в углах жилок бородки из волосков . . . . . . 4. *B. pubescens* Ehrh.

— Развитые листья (брахибластов), как и побеги, обычно совершенно голые (или с рассеянными единичными волосками), без бородок волосков в углах жилок . . . . 5. *B. litwinowii* Doluch.

Sect. 1. *Costatae* (Regel) Koehne

1. *B. medwediewii* Regel, 1887, Тр. Петерб. бот. сада, 10, 1 : 375; Иг. Васильев, 1951, Бот. журн. 36, 6 : 611; Замятнин, 1951, Дер. куст. СССР, 2 : 296; Шхиян, 1964, Опред. раст. Груз. 1 : 320; Долухан. 1975, Фл. Груз. изд. 2, 3 : 16; А. Дмитр. 1990, Опред. раст. Аджар. 1 : 183, «*medwedewii*». — *B. megrelica* Sosn. 1934, Тр. Тбил. бот. инст. 1 : 42; Кузен. 1936, Фл. СССР, 5 : 275, 320; Гроссг. 1945, Фл. Кавк. изд. 2, 3 : 45; Замятнин, 1951, цит. соч. : 296; Шхиян, 1964, цит. соч. : 320; Долухан., 1975, цит. соч. : 16.

Описан из Западного Закавказья. Тип: «Вершина Гор-Сомлия на Аджаро-Гурийском хребте. Граница лесной полосы. Около 6800 фут. 26 июля 1886 г. № 107. Я. Медведев» (LE!).

ЗЗ: Инг.-Рион.; Рион.-Квир., Адж.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

2. *B. raddeana* Trautv. 1887, Тр. Петерб. бот. сада, 10 : 129. — *B. aischatiae* Gussejnov, 1971, Новости сист. высш. раст. 8 : 126. — *B. maarensis* V. Vassil. et Gussejnov, 1971, Новости сист. высш. раст. 8 : 129. — *B. victoris* Gussejnov, 1971, цит. соч. : 128.

Описан из Дагестана. Тип: «[Prope] Gunib [Caucasi magni, altitudine 5—6500′] 25 VII 1885, G. Radde» (LE!).

ЗК: Уруп-Теб.; ЦК; ВК; ЗЗ: Туап.-Адл. (Кардывач, А. Лебедева, × *B. litwinowii*); Абх. (берег Бзыби, 1940, В. и Н. Комаровы; зап. оконечность хр. Берчиль, 1900 м, 1983, З. Адзинба, ? × *B. litwinowii*); Инг.-Рион. (г. Дадиани, 1864, G. Radde, × *B. litwinowii*); ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич. (близ Лагодехи, Млокосевич; Лагодехский запов., оз. Черных скал, В. Волкова, Л. Иванина); ? ЮЗ: Ерев. (Мисхана, И. Хоцятовский).

Эндемик.

Примечание. В местах совместного произрастания часто гибридизирует с *B. litwinowii* Doluch. и *B. pendula* Roth, образуя популяции, составленные гибридами и продуктами обратного скрещивания гибридов с родительскими видами. Ранее этот вид не приводился для Западного Закавказья; Е. А. Буш (1914), например, считала западной границей его распространения верховья Баксана и Чегема, в настоящее время имеются достоверные его находки в Западном Кавказе и нами обнаружены гибриды этого вида в Западном Закавказье. Случайно заносимые в ЗЗ экземпляры этого вида, по-видимому, быстро поглощаются генофондом более приспособленного к климату этого района *B. litwinowii* (ситуация, возможно, аналогичная в этом районе с *Acer sosnowskyi* Doluch., который, по-видимому, является результатом обратного скрещивания случайно занесенного в ЗЗ *A. hyrcanum* Fisch. et Mey. с обычным в этом районе *A. pseudoplatanus* L.).

Sect. 2. *Betula*

3. *B. litwinowii* Doluch. 1939, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 7 : 14. — *B. caucasica* Litw. in sched. herb. LE; Litw. ex Leskov, 1932, Бот. журн. СССР, 17 : 259, nom. nud. — *B. litwinowii* Doluch. var. *recurvata* Ig. Vassil. 1951, Бот. журн. 36, 6 : 616. — *B. recurvata* (Ig. Vassil.) V. Vassil. 1966, Спис. раст. герб. фл. СССР, 16 : 82; Browicz, 1982, Fl. Turk. 7 : 691. — *B. igorevii* V. Vassil. in sched. herb. LE. — *B. pubescens* auct. non Ehrh.: Фомин и Воронов, 1911, Опред. раст. Кавк. и Крыма, 2 : 57; Гроссг. 1930, Фл. Кавк. 2 : 18; Галушко, 1967, Дер. куст. Сев. Кавк. : 97.

Описан по материалам с Кавказа и Турции: «Горы всего Кавказа (исключая Талыш и районы наиболее южной части Закавказья). Горы Турецкой Армении, Курдистана и Малой Азии». Лектотип (Меницкий, h. l.): «*B. caucasica* Litw. Юго-Осетия. Pag. Edis, in decliviis ad ripam rivi, 22 VIII 1923, S. Juzepczuk, det. D. Litwinow» (LE!).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В.-Куб.; ЦК; ВК; СЗЗ: Пшад.-Джубг.; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар.

Указан для всех горных районов Северного Кавказа (Галушко, 1978 : 193); ВЗ: Караб. (Прилипко, 1952 : 95).

Юго-Зап. Азия (Турция).

Примечание. Во 2-м издании «Флоры Грузии» А. Г. Долуханов (1975) указывает (на груз. языке): «Описан из Грузии (Сванетия). Тип в Тбилиси», так что лектотип вида к 1975 г., по-видимому, формально им выделен не был.

Этот вид описан в значительной степени по многочисленным образцам *B. caucasica*, намеченного к описанию Д. И. Литвиновым. Едва ли убедительно звучит заявление Долуханова (1939 : 6) о том, что ему было «трудно судить, что собственно он [т. е. Д. И. Литвинов] понимал под *B. caucasica*: какую-либо определенную форму или относил сюда пушистые березы Кавказа вообще» (а сколько их видов ?).

В целом Долуханов дает правильное описание кавказской пушистой березы и характера изменчивости ее морфологических признаков как предположительно гибридогенного вида между исходным предком, по-видимому, близким к *B. pubescens* (по его данным, в настоящее время на Кавказе отсутствующим), и *B. pendula*. Однако при просмотре большого гербарного материала в LE мы не смогли подтвердить указанный им отличительный от *B. pubescens* признак — постоянное присутствие на молодых побегах заметных бородавок (выделений твердого железистого секрета).

Мелкие, видимые только в сильную лупу уплощенные железистые выделения (0.1—0.2 мм в диам.) характерны для всех видов кавказских и европейских берез (в том числе и для *B. pubescens*), но оформленные в виде макроскопических гранул-бородавок, видимых невооруженным глазом (0.3—0.8 мм в диам.), достаточно редки не только у *B. litwinowii*, но и у кавказского *B. pendula* (изредка они встречаются и у *B. raddeana*). Некритическое восприятие этой части диагноза Долуханова (в остальном достаточно точного) привело к ошибкам в определительных таблицах различных «Флор»: «Годовалые веточки густо мелко пушистые и с бородавчатыми железками» (Гроссгейм, 1945 : 45); «...побеги, как и черешки листьев, мелкопушистые, с рассеянными железистыми бородавками» (Мулкиджанян, 1962 : 392); «...годовалые веточки густо мелко пушистые и с бородавчатыми железками» (Прилипко, 1952 : 90). Только А. И. Галушко (1978 : 193) указывает, что у этого вида в отличие от *B. pendula* «побеги без бородавочек», но и он считает, что «л. снизу, чер. и молодые побеги б. м. густо пушистые».

В действительности молодые побеги кавказской «пушистой» березы не всегда бывают густо пушистыми даже в ранней молодости: это свойство ауксибластов или ростовых побегов, обычных на поросли. На большинстве же брахибластов и развивающихся на них листьях опушение часто очень мелкое, рассеянное и видимое только под сильным увеличением, на большинстве зрелых побегов и на вполне развитых листьях оно почти полностью отсутствует, так что к середине вегетационного сезона отделение *B. litwinowii* от *B. pendula* становится весьма проблематичным. Определение этих видов затрудняется еще и тем, что в кавказских популяциях берез форма пластинки листа (яйцевидная или ромбическая) и наклон боковых лопастей плодовых чешуй далеко не всегда коррелируют с опушением.

4. *B. pubescens* Ehrh. 1791, Beitr. Naturk. 6 : 98; id. 1790, ibid., 5 : 160, nom. nud. — *B. alba* L. 1753, Sp. Pl. : 982, nom. confus. rejic. — *B. alba* L. subsp. *pubescens* (Ehrh.) Regel, 1861, Monogr. Betul. : 82, id. 1868, in DC. Prodr. 16, 2 : 166.

Описан из Европы.

ЗП: Аз.-Куб. (Сальский окр. 1927, Н. Иванова, С. Наумова; там же, 1927, S. Gorschkowa); ЦК: В. Кум. (Бештаугорский лесопарк, 1937, Т. Церисанидзе); Малк. (Хасаутское ущ., долина Нарзанов, 1953, Е. Лавренко; Адыл, 7000′, 1911, E. et N. Busch; Хызны-су, 2050 м, E. et N. Busch); ЗЗ: Абх. (Afinakhu, 1901, G. Woronow).

Европа; Сев. Азия.

Примечание. До описания *B. litwinowii* Долухановым (1939) пушистая береза приводилась для Кавказа всеми авторами; впоследствии сам Долуханов, а также А. А. Гроссгейм (1945), Л. И. Прилипко (1952), K. Browicz (1982) отрицали распространение *B. pubescens* s. str. на Кавказе; Иг. Васильев, В. Н. Васильев (in sched. herb. LE), Я. И. Мулкиджанян (1962), А. И. Галушко (1967), В. Г. Танфильев и В. Н. Кононов (1987), напротив, указывают распространение *B. pubescens* в этом районе. Для разделения вышеупомянутых видов Долуханов указал и использовал признак наличия бородок и волосков в углах жилок *B. pubescens*; признаки, приводившиеся другими авторами (форма и консистенция листьев, опушенность побегов, присутствие или отсутствие железистых бородавок, форма плодовых чешуй), варьируют в столь значительной степени, что едва ли могут быть использованы для этой цели. Действительно, по материалам LE у более чем половины образцов европейской пушистой березы имеются пучки волосков в углах жилок, тогда как у березы Литвинова опушение на нижней поверхности листьев сходит полностью. Все вышецитированные нами кавказские экземпляры *B. pubescens* обладают этим признаком.

5. *B. pendula* Roth, 1788, Tent. Fl. Germ. 1 : 405; Иг. Васильев, 1951, Бот. журн. 36, 6 : 611. — *B. verrucosa* Ehrh. 1791, Beitr. Naturk. 6 : 98; Кузен. 1936, Фл. СССР, 5 : 291; Гроссг. 1945, Фл. Кавк. изд. 2, 3 : 46. — *B. alba* L. subsp. *verrucosa* (Ehrh.) Regel, 1868, in DC., Prodr. 16, 2 : 163. — *B. microlepis* Ig. Vassil. 1961, Бот. мат. (Ленинград), 21 : 97. — *B. pendula* Roth var. *microlepis* (Ig. Vassil.) Doluch. 1975, Фл. Груз. изд. 2, 3 : 24.

Описан из Европы.

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В.-Куб.; ЦК; ВК: Ассо-Арг., В.-Сул., Ман.-Сам.; СЗЗ: Пшад.-Джубг.; ЗЗ: Туап.-Адл., Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Ерев., Дар., Занг., Мегр.-Зан.

Указан для ЗП: З. Ставр. (Танфильев, Кононов, 1987 : 193); ВК: Кубин.; ЗЗ: Абх., Рион.-Квир.; ЦЗ: Лори; ВЗ: Караб.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур. (Гроссгейм, 1945 : 46, карта 32; Прилипко, 1952 : 91; Мулкиджанян, 1962 : 392).

Примечание. Далеко не каждый образец кавказской бородавчатой березы несет развитые железистые бородавки; среди кавказских экземпляров этого вида преобладают формы с яйцевидной (характерной для *B. litwinowii*), а не ромбической листовой пластинкой, характерной для европейской бородавчатой березы. При отсутствии экземпляров с молодыми листьями различение этих видов становится очень трудной задачей.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 99-04-49790).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буш Е. А. Западная граница *Betula Raddeana* Trautv. на Кавказе // Тр. Бот. музея Акад. наук. 1914. Вып. 12. С. 75—85.

Галушко А. И. Деревья и кустарники Северного Кавказа. Нальчик, 1967. 534 с.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов-н/Д., 1978. Т. 1. 317 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Тифлис; Эривань, 1930. Т. 2. 438 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. 2-е изд. Баку, 1945. Т. 3. 321 с.

Долуханов А. Г. К познанию кавказских берез секции *Albae* // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). 1939. Fasc. 7. С. 3—19.

Долуханов А. Г. *Betulaceae* S. F. Gray // Флора Грузии. 2-е изд. Тбилиси, 1975. Т. 3. С. 12—27.

Дмитриева А. А. Определитель растений Аджарии. 2-е изд. Тбилиси. 1990. Т. 1. 328 с.

Кузенева О. И. Березовые — *Betulaceae* // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 5. С. 269—305.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Мулкиджанян Я. И. Сем. *Betulaceae*, Березовые // Флора Армении / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Ереван, 1962. Т. 4. С. 391—397.

Прилипко Л. И. Сем. *Betulaceae* C. A. Agardh. — Березовые // Флора Азербайджана. Баку, 1952. Т. 3. С. 81—100.

Танфильев В. Г., Кононов В. Н. Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь, 1987. 114 с.

Фомин А., Воронов Ю. Определитель растений Кавказа и Крыма. Тифлис, 1911. Т. 2. Вып. 1. 112 с.

Шхиян А. *Betulaceae* C. A. Agardh. // Определитель растений Грузии. Тбилиси, 1964. Т. 1. С. 319—321.

Browicz K. *Betula* L. // Flora of Turkey and East Aegean Islands. Edinburgh, 1982. Vol. 7. P. 689—691.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 18 V 1999

SUMMARY

Paper presents the survey of Caucasian *Betulaceae* species with synonymics, typification, distribution and keys for species determination. There are 3 *Alnus* and 5 *Betula* species in the Caucasus (the late belonging to sect. *Costatae* and *Betula*); aspects of variability of Caucasian birches are discussed.

УДК 582.736 Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 12

© А. К. Сытин

К СИСТЕМАТИКЕ *ASTRAGALUS BRACHYLOBUS* И *ASTRAGALUS VARIUS* (*FABACEAE*)

A. K. SYTIN. ON THE SYSTEMATICS OF *ASTRAGALUS BRACHYLOBUS* AND *ASTRAGALUS VARIUS* (*FABACEAE*)

В результате эколого-хорологического анализа выявлена сложная внутривидовая структура *Astragalus brachylobus* s. l., включающего не только экотипы и локальные расы, но и гибридные формы. Предполагается, что известную роль в эволюционной стратегии группы играет гибридизация. Кальцефильный петрофит *A. brachylobus* с мелов Общего Сырта и Подуральского плато в результате скрещивания со степным псаммофитом *A. varius* дал начало гибридогенной популяции, расселившейся в позднем плейстоцене по шельфу мелеющего Каспия до Восточного Кавказа. Маргинальная обособившаяся популяция в Дагестане рассматривается в ранге вида, для которого восстановлено название *A. barbidens*. Вопреки имеющимся в литературе указаниям *A. brachylobus* отсутствует в западном Крыму, а растения с песчаных берегов Черного моря описаны как *A. varius* subsp. *eupatoricus* subsp. nov.

Ключевые слова: *Astragalus*, секция *Xiphidium* (=*Dissitiflori*), систематика, гибридизация, видообразование, экотип, фитогеография.

Astragalus brachylobus Fisch. ex DC. относится к секции *Xiphidium* Bunge. И. Т. Васильченко (1946) включал его в ряд *Viminei* Vass. вместе с другими кустарниковыми астрагалами, обладающими фиолетовым венчиком и продолговатыми бобами до 10—20 мл· дл. Р. В. Камелин (1981) рассматривает его в составе секции *Paraxiphidium* R. Kam., к которой относятся также эндемичные горные среднеазиатские кустарниковые астрагалы: памироалайский *A. komarovii* Lipsky, тяньшанский *A. ugamicus* M. Pop. и желтоцветковый *A. speciosissimus* N. Pavl. с хребта Каратау. В эту же группу он относит и равнинный полукустарничек, псаммофит *A. varius* S. G. Gmel., распространенный от приаральских и прикаспийских пустынь до северного Причерноморья.

Частично симпатричный последнему из названных видов *A. brachylobus* s. l. — вид также равнинный, но обладающий менее протяженным ареалом, охватывающим Восточное Предкавказье, долину Нижней Волги, Ергени, прикаспийские и приаральские пустыни, Северный Устюрт и западную часть Казахского мелкосопочника. Ареал *A. brachylobus* сильно фрагментирован, в его пределах обнаруживается отчетливая экологическая дифференциация. Мы различаем экотипы петрофитов-кальцефилов, приуроченных к выходам карбонатных пород (мелам, известнякам и мергелям), и псаммофитов, встречающихся на песчаных почвах. Следует подчеркнуть, что *A. brachylobus* является облигатным кальцефилом и избегает некарбонатных субстратов. Так, например, этот петрофильный вид отсутствует в Мугоджарах, кряжевая часть массива которых сложена диабазами и порфиритами.

Полиморфизм *A. brachylobus* s. l. соответствует его экологической дивергенции. Наиболее мезофильная его раса была обнаружена нами в Казахстане (Актюбинская обл.) в мае 1998 г. Она приурочена к меловым холмам, составляющим узкую, меридионально вытянутую дугу, окаймляющую северо-восточную часть Прикаспийской низменности.

Наибольшим своеобразием отличаются растения, собранные на безымянном меловом массиве, расположенном в 40 км к северу от пос. Уил («уильская субпопуляция»), а также на мелах Актолагай. Растения «актюбинской» расы отличаются от типичных образцов *A. brachylobus* s. l. формой и размерами листочков — обратнояйцевидных, притупленных, средние размеры которых составляют 16—20(30) мм дл., 5—8(10) мм шир. (а у некоторых экземпляров даже до 5 см дл. и 18 мм шир.), тогда как для *A. brachylobus* s. str. характерны более узкие, саблевидные или линейно-ланцетные, острые листочки (рис. 1).[1]

---

[1] *A. brachylobus* Fisch. ex DC. 1825, Prodr. 2 : 285. Описан с оз. Индер (Атырауская обл., Казахстан). Holotypus: «Virgato affinis. Ad lacum Inderiensem. Multo serius flores. Tauscher. Majo, 1806» (LE!).

Кроме габитуальных признаков мезофильность «актюбинской» расы проявляется и в эколого-ценотических ее особенностях: растения, как правило, избегают обнаженных меловых склонов и встречаются по днищам степных балок, тяготея к кустарниковым зарослям (*Lonicera tatarica* L., *Rosa majalis* s. l., *Rhamnus cathartica* L., *Amygdalus nana* L.), тогда как на большем протяжении своего ареала *A. brachylobus* s. l. чаще выступает «как элемент асоциальных сочетаний растений» (Камелин, 1986 : 31). Ценофильная природа астрагала с мелов западной части Актюбинской обл. дает основание считать эту расу анцестральной и видеть в ней родоначальника внутривидового цикла рас *A. brachylobus* s. l. Она описана нами в ранге вида под названием *A. aktiubensis* (Сытин, 1999).

Этапы дифференциации *A. brachylobus* s. l. следует рассматривать на фоне поздненеплейстоценовой истории Каспийского моря. В одну из наиболее обширных трансгрессий, раннехвалынскую (70 тыс. лет назад), максимальный уровень его вод, превышавший на 50 м уровень океана, достигал склонов Общего Сырта и Подуральского плато. Плювиальный характер трансгрессии сочетался с условиями более мягкого и влажного климата (Благоволин и др., 1982; Зубаков, 1998).

Возможно, меловые холмы, лежащие к западу от Актюбинска, сохранили одно из убежищ мезофильной предковой формы *A. brachylobus* s. l., тогда как другие в период последовавшей регрессии Каспийского бассейна послужили расселению его более ксерофильных дериватов по обнажавшемуся шельфу в условиях усиливающейся аридизации климата.

Анализ внутрипопуляционной изменчивости «уильской» субпопуляции нового вида выявил значительный ее полиморфизм. Так например, в широких пределах варьирует длина зубцов чашечки — от 1 до 3 мм, а также интенсивность окраски венчика. Причину этой изменчивости можно объяснить высоким уровнем гетерозиготности популяции, выщеплением рецессивных признаков, но также и возможным следствием гибридизации.

Отмечено, что в некоторых частях ареала в популяциях *A. brachylobus* s. l. встречаются заметно уклоняющиеся формы, несущие комбинации признаков других видов. По-видимому, эти особи возникают в результате скрещивания *A. brachylobus* с симпатричными видами астрагалов. Такие случаи отметил Камелин (1986 : 30), объясняя их последствиями межвидовой гибридизации между *A. medius* Schrenk и *A. brachylobus*, а также между *A. cornutus* Pall. и *A. brachylobus* в периферической восточной части ареала последнего вида на западе Казахского мелкосопочника. Следствием межвидовой гибридизации *A. brachylobus* и *A. cornutus* можно объяснить и появление особей, отличающихся от типичных экземпляров *A. brachylobus* резкими полосками черных волосков по жилкам чашечки, известных мне по сборам с горы Бол. Богдо в Астраханской обл.

Умозаключения о гибридной природе этих переходных форм основываются лишь на наблюдении рекомбинаций фенотипических признаков, тогда как решение проблемы о роли гибридизации в эволюции астрагалов ждет экспериментального подтверждения. Считается, что роль гибридизации в эволюционной стратегии рода сравнительно невелика, но, например, D. Podlech (1988), монограф чрезвычайно полиморфной секции *Caprini*, делает осторожные предположения о гибридогенном происхождении ряда видов.

По-видимому, межвидовая гибридизация могла стать начальной фазой возникновения популяции астрагалов, обитающей на песках левобережья р. Эмбы (Казахстан, Атырауская обл.). При этом пару родительских видов составили *A. brachylobus* и *A. varius* (облигатный псаммофит). Потомки этого межвидового скрещивания отмечены комбинацией признаков обоих видов: они обладают характерными для *A. bra-*

Экземпляр, хранящийся в LE происходит из коллекции Ф. Б. Фишера. Этикетка, очевидно, является полевым ярлыком М. Таушера (Tauscher, August Michael; 1780—после 1820), энтомолога и ботаника, тесно связанного с Горенским ботаническим садом. Некоторое сомнение вызывает лишь правильность указанной даты сбора, приписанной позднее. По сведениям Б. Е. Райкова (1945), Таушер исследовал окрестности Индерского озера в 1809 г. (а не в 1806 г.).

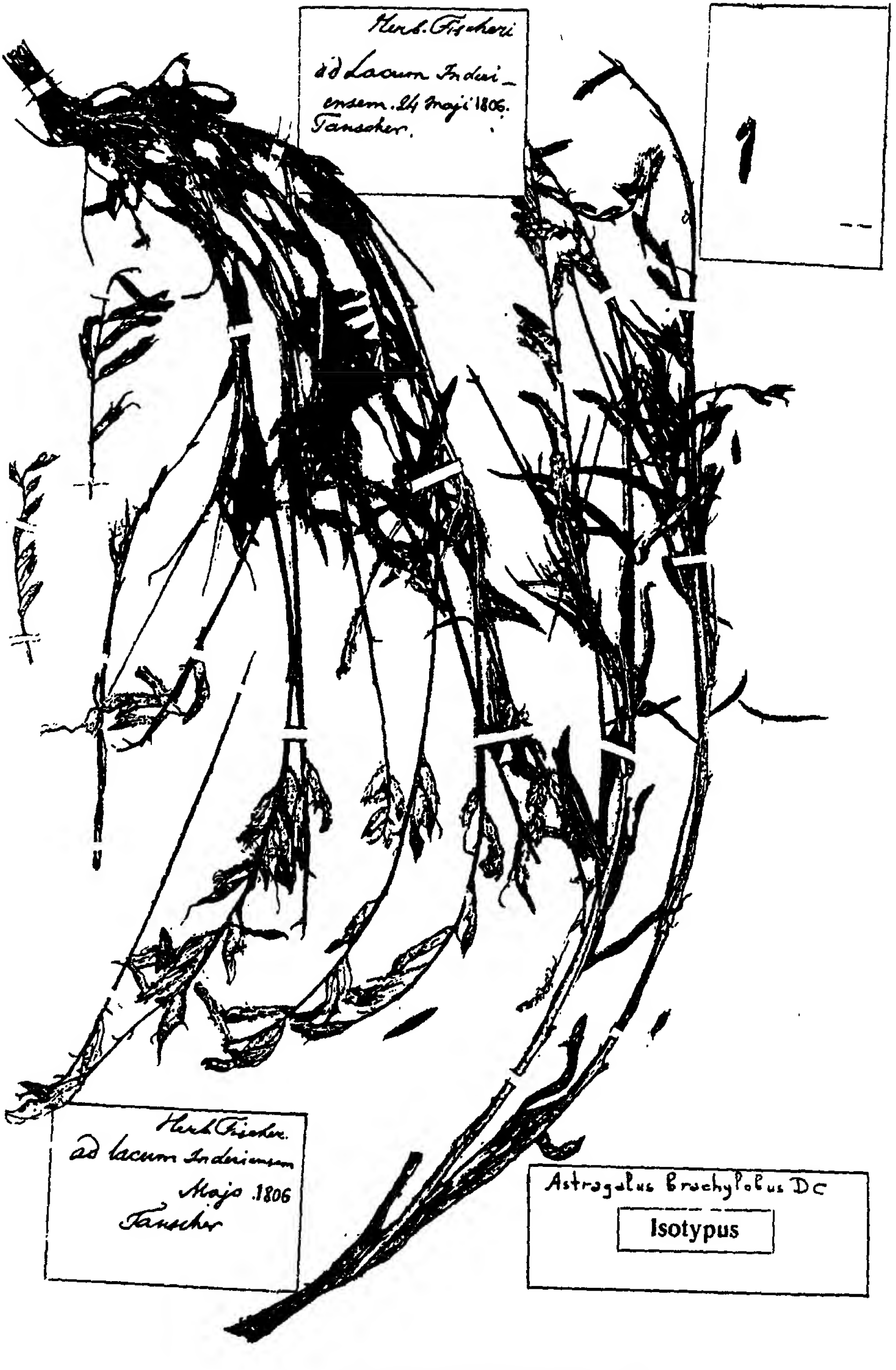


Рис. 1. *Astragalus brachylobus* (изотип, LE).

chylobus жизненной формой кустарника и белоопушенными бобами, но имеют типичное для *A. varius* соцветие в виде удлиняющейся пирамидальной кисти, несущей более 20 цветков, некоторые из них сближены по 2—3. Наиболее существенным фактором для жизненной стратегии гибридной популяции оказалась унаследованная от *A. varius* приспособленность к песчаным субстратам.

Возникновение гибридной популяции (*A. brachylobus* × *A. varius*) могло произойти в экотонной полосе между склонами меловых уступов (тогда — берегами трансгрессировавшего Каспийского озера-моря) и песчаными пляжами побережья Каспия. Ареной стабилизации ее, очевидно, стала обширная поверхность шельфа, осушавшегося во время регрессий Каспийского бассейна. Отступание вод Каспия обнажало осадочные породы разного состава (пески и глины, рыхлые и сцементированные известняки и доломиты), которые составляли наборы субстратов разной степени засоленности и влажности. Весь спектр местообитаний предоставлял избирательный путь для мигрантов, связавший пустыни восточной части Прикаспийской низменности с Восточным Кавказом и обогативший песчаные массивы Терско-Кумской низменности растениями среднеазиатских пустынь. Благодаря незаселенному пространству шельфа инвазия на запад могла протекать стремительно, при этом особенно высокими темпами происходило расселение ценофобных, а также толерантных к эдафическим условиям видов. Таким образом, успеху стабилизации и расселения рассматриваемой гибридной популяции способствовали наличие вакантной экологической ниши, а также отсутствие конкуренции и ценотических барьеров.

Финальной стадией дивергенции гибридогенной популяции стало обособление западной маргинальной ее части в качестве самостоятельной расы. Впоследствии она была описана (Freyn, 1895) в ранге вида с приморских песков и дюн западного берега Каспийского моря как *A. barbidens* Freyn, по сборам Г. И. Радде из окрестностей порта Петровск (ныне г. Махачкала, Дагестан) (тип: «Daghestan. In collibus arena mobili contantibus ad Petrowsk die 16 Junio 1894. Leg. G. Radde»).

Автор первоописания вида, J. Freyn (1895) полагал, что *A. barbidens* сходен с *A. brachylobus* характерным соцветием, но отличается особенностями опушения, отслаивающейся корой, бóльшим числом пар листочков, длиной прицветников, извилистыми зубцами чашечки, более коротким венчиком. Наиболее существенным признаком новоописанного вида Freyn считал наличие бахромок между зубцами чашечки, образуемых длинными белыми волосками, одевающими ее внутреннюю поверхность. Подчеркивая особую значимость этого признака, Freyn отразил его в видовом эпитете, назвав новоописанный астрагал «брадозубым». Однако по нашему мнению, этот признак не имеет решающего диагностического значения для различения *A. barbidens* и *A. brachylobus*.

Самостоятельность *A. barbidens* признавали О. и Б. Федченко, относившие к этому виду растения, собранные ими 19 VI 1984 г. близ его locus classicus (LE). Однако В. И. Липский, неоднократно наблюдавший этот кустарник на дюнах по кавказскому берегу Каспийского моря, определял его как *A. virgatus* Pall. (=*A. varius*) (Липский, 1899 : 296), с чем трудно согласиться.

По нашему мнению, дагестанские растения[2], обладая известным сходством с *A. varius*, все-таки ближе к *A. brachylobus*, но отличаются от него следующими признаками.

1. Венчик 21—24 мм дл., чашечка 15 мм дл., зубцы 5 мм дл. Опушение чашечки бархатистое (даже почти войлочное) белыми волосками, с немногочисленными рассеянными черными. Бобы 20—22 мм дл., носик 5—6 мм дл. Листочки саблевидные, 3—4 см дл., 3—4 мм шир., в числе 2—3 пар . . . . *A. brachylobus*.
2. Венчик 18—20 мм дл., чашечка 10—11 мм дл., зубцы 2—3 мм дл. Опушение чашечки белыми волосками чаще прижатое, черные волоски, нередко многочисленные, образуют заметные полоски по жилкам чашечки. Бобы 16—22(23) мм дл., носик 3—6 мм дл. Листочки линейные 2.5—3.5 см дл., 2.0—2.5 мм шир., в числе (3)4—6 пар . . . . *A. barbidens*.

---

[2] К *A. barbidens* мы относим и образец из Ичкерии: «Чечено-Ингушская АССР, Шелковский р-н, 10—20 км к северу от ст. Новощедринская. Песчаная полупустыня, в зарослях кустарника. 5 VII 1988. № 2170. Л. В. Аверьянов, Д. В. Гельтман, А. П. Далматова, Ю. Р. Росков, И. В. Соколова, В. В. Шванова» (LE!).

Итак, *A. brachylobus* обладает чрезвычайно редкой среди астрагалов способностью к межвидовому скрещиванию. Это латентное свойство, спорадически проявляющееся в образовании спонтанных гибридов, при благоприятных условиях может стать основой видообразования и, таким образом, является потенциальным модусом эволюционной стратегии рода *Astragalus*, иногда реализующимся в разных его группах.

Что касается другого предполагаемого родительского вида — *A. varius*, то присущая ему степень изменчивости подчеркнута даже самим его видовым эпитетом — «Астрагал разнообразный», данным автором первоописания этого вида С. Г. Гмелином, наблюдавшим растение в степях между Доном и Волгой. Как следует из его описания, несохранившийся типовой экземпляр *A. varius*, послуживший моделью для изображения (рис. 2), был собран между 21 и 25 мая 1768 г. на правом берегу р. Дон, близ городка Kastinsk или Кастинск (ныне с. Костенки Воронежской обл.) (Gmelin, 1770 : 116). Изображение, очевидно выполненное экспедиционным рисовальщиком, очень несовершенно (цветущее и плодоносящее соцветия расположены в пазухе одного и того же листа, не показаны прицветники), однако при отсутствии гербарного образца его все-таки следует считать иконотипом *A. varius*.

В диагнозе (Gmelin, 1770 : 116; русский текст цит. по: Гмелин, 1771 : 174—175) верно обозначены характерные признаки этого растения: расставленные цветки соцветия, которое, по мнению автора описания, сходно с «виноградной кистью»; форма чашечки, которую он уподобляет продолговатому цилиндру; особенности ее опушения и окраски («обросла пухом и имеет зеленый изкрасна цвет»). Последний признак выбран особенно точно: чашечка *A. varius* имеет розоватый оттенок, хорошо заметный не только у живых растений, но и в гербарии.

По нашим наблюдениям, *A. varius* представляется более целостным и менее изменчивым таксоном, чем предыдущий вид *A. barbidens*. Будучи специализированным псаммофитом, *A. varius* является одним из доминантов песчаных степей и полупустынь, но встречается и в светлых остепненных сосновых борах.

Нередкий, а иногда почти массовый вид *A. varius* на протяжении своего обширного ареала не обнаруживает заметной тенденции ни к географической дифференциации, ни к межвидовому скрещиванию. Тем не менее идентификация его бывает нелегка даже для специалистов, нередко смешивающих его с симпатрическими видами секции *Xiphidium*, в том числе и с *A. brachylobus*. Так, А. Г. Борисова (1960 : 200) приводила *A. brachylobus* для п-ова Крым на основании собственных сборов с приморских песков между городами Евпатория и Саки. В настоящее время этот вид не приводится Л. И. Крицкой для полуострова в «Определителе высших растений Украины» (1987).

Однако своеобразие растений вышеупомянутой популяции с песков западного побережья Крыма несомненно заслуживает более пристального изучения. Эта раса близкородственна *A. varius*, от типичных растений которого отличается укороченными цветоносами и эллиптическими листочками. Мы описываем ее в ранге подвида *A. varius*, но важнейшие отличие этого таксона от *A. brachylobus* также указаны в диагнозе наряду с отличиями от типового подвида.

Astragalus varius subsp. eupatoricus Sytin subsp. nov. — Suffruticulus. 40—41 cm alt. Caules griseoli, pilis bicuspidatis appresse tecti. Stipulae triangulares liberae vel basi connatae, virides, albo-pilosae, triangulares vel lanceolato-triangulares, 4(7) mm lg. Folia 4—6 cm lg., foliolis 6—7 jugis, 5—6(14) mm lg., 1—2 mm lt., oblongo-ellipticis vel oblongis, appresse pilosis, apice obtusatis vel truncatis. Inflorescentia — (15)20—30 flora, racemosa, post anthesin elongata. Pedunculi 6—10(18) cm lg. Bracteae lineares paleaceae, 3—4 mm lg., nigro-pilosae; pedicellus 0.5 mm lg. Calyx tubulosus, 9—13 mm lg., pilis bicuspidatis nigris et albis appresse vel rarius patenter obtectus, dentibus 2.0—3.5 mm lg., pilis bicuspidatis nigris obsitis. Corolla 18—20 mm lg., violacea; vexillum 18—22 mm lg., lamina obovata ad 11 mm lt., apice acuminata, basi cuneata, alae 14—15 mm lg., lamina oblonga, 7 mm lg., 2 mm lt., apice obtusata, auriculis subrotundatis, ungue elongato, laminae aequilongo; carina obovata 6 mm lg., 2.5 mm lt., ungue 10 mm lg. Ovarium sessile fusiforme, appresse albo-pilosum, 9 mm lg., 1—2 mm

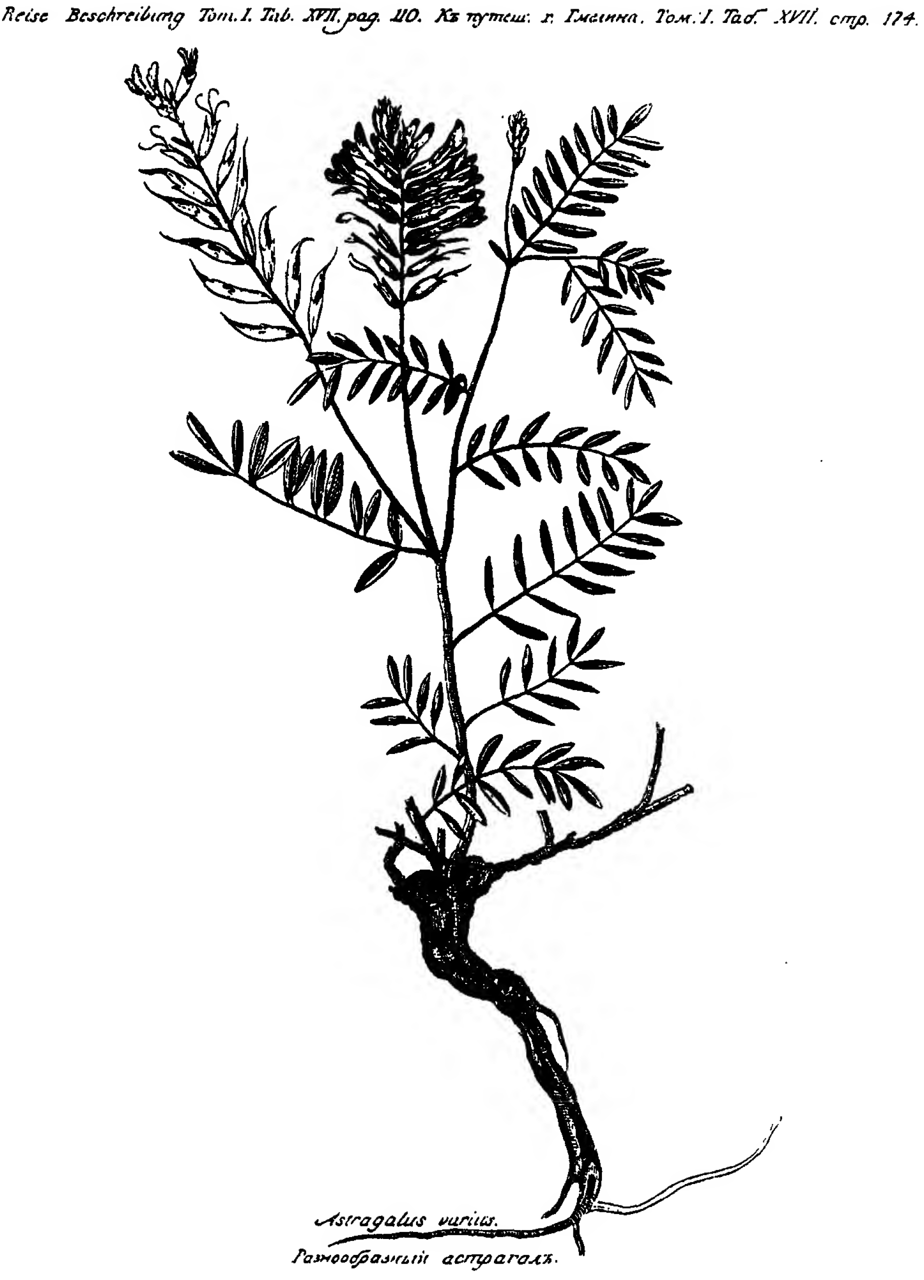

Reise Beschreibung Tom. I. Tab. XVII. pag. 110. Къ путеш: г. Гмелина. Том. I. Таб. XVII. стр. 174.
Astragalus varius.
Разнообразный астрагалъ.

Рис. 2. *Astragalus varius.*

Гравированное изображение с рисунка Ивана Борисова из сочинения S. G. Gmelin (1770) «Reise durch Russland zur Untersuchung der drey Natürreiche» T. 1.

lt., rostro glabro basi parce nigro-piloso, 9 mm lg. Legumina 12—16 mm lg., 3 mm lt., lineari-lanceolata, rostro uncinato acutato, pilis albis patentibus et nigris appressis oblique ascendentibus stipite 0.5 mm lg. suffultis tecta.

Typus: «Ad litora arenosa Maris Nigri inter Eupatoriam et p. Saki, 26 VIII 1955, A. Borissowa» (LE).

Affinitas. Ab *A. vario* S. G. Gmel. subsp. *varius* foliolis, oblongo-ellipticis (nec linearibus vel lineari-lanceolatis) necnon pedunculis inflorescentiae subaequilongis vel ea brevioribus (nec longioribus) distinguitur quilongis vel ea brevioribus (nec longioribus) distinguitur. Ab *A. brachylobo* Fisch ex DC. legumine lineari-lanceolato 12—16 mm lg., 2.5 mm lt., rostro elongato-acuminato, saepe uncinato (nec legumine lineari-lanceolato, 20—25 mm lg., rostro recto subulato 3 mm lg.), foliolis oblongo-ellipticis 6—8 jugis (nec acinaciformibus 30—45 mm lg., 3—4 jugis) nec non habitu suffruticuloso (nec fruticoso) differt.

Полукустарничек 40—41 см выс. Стебли сероватые, прижато опушенные двуконечными волосками. Прилистники треугольные, свободные или срастающиеся при основании, зеленые, опушенные белыми волосками, треугольные или ланцетно-треугольные, 4—6(7) мм дл. Листья 4—6 см дл.; листочки в числе 6—7 пар, 5—6(14) мм дл., 1—2 мм шир., продолговато-эллиптические или продолговатые, прижато опушенные, с притупленной или усеченной верхушкой. Соцветие — (15)20—30-цветковая кисть, удлиняющаяся по отцветании. Цветоносы 6—18 см дл. Прицветники линейные, пленчатые, 3—4 мм дл., опушенные черными волосками; цветоножка 0.5 мм дл. Чашечка трубчатая, 9—13 мм дл., прижато или, реже, оттопыренно опушенная черными и белыми двуконечными волосками; зубцы 2.0—3.5 мм дл., опушенные черными двуконечными волосками. Венчик 18—20 мм дл., фиолетовый; флаг 18—22 мм дл., пластинка обратнояйцевидная, до 11 мм шир., на верхушке заостренная, с клиновидным основанием; крылья 14—15 мм дл., пластинка продолговатая, 7 мм дл., 2 мм шир., на верхушке притупленная, ушки почти округлые, ноготок удлиненный, равный по длине пластинке; лодочка обратнояйцевидная, 6 мм дл., 2.5 мм шир., ноготок 10 мм дл. Завязь сидячая, веретеновидная, прижато опушенная, 9 мм дл., 1—2 мм шир., носик голый, 9 мм дл. Бобы 12—16 мм дл., 3 мм шир., линейно-ланцетные, с заостренным крючковидным носиком, опушенные оттопыренными белыми и прижатыми черными волосками, косо вверх направленными, на ножке 0.5 мм дл.

Тип: «Песчаные берега Черного моря между Евпаторией и г. Саки, 26 VIII 1955, А. Борисова» (LE).

Родство. От типового подвида отличается формой листочков (продолговато-эллиптические, а не линейные или линейно-ланцетные), а также длиной цветоносов (почти равны или короче длины соцветия, а не превышают соцветие). От *A. brachylobus* отличается размерами боба (12—16 мм дл., 2.5 мм шир., а не 20—25 мм дл., 3—4 мм шир.); формой носика (удлиненно-остроконечный, часто крючковидный, а не прямой шиловидный); формой, размерами и числом пар листочков (продолговато-эллиптические, 5—6(14) мм дл., в числе 6—8 пар, а не саблевидные, 30—45 мм дл., в числе 3—4 пар); жизненной формой (полукустарничек, а не кустарник).

Паратип: «Песчаная коса между морем и оз. Сасык по дороге Саки—Евпатория, 22 V 1984, № 869. Н. Н. Цвелев, Д. В. Гельтман, Н. А. Медведева, Г. В. Мустафина» (LE).

Своеобразие облика растений, относимых к данному подвиду, может быть следствием особенностей его местообитаний — приморских песчаных кос, где повышенная инсоляция и большое содержание минеральных солей в субстрате нередко способствуют морфологическим модификациям. В этом случае классифицировать западно-крымскую популяцию *A. varius* s. l. следовало бы как экотип. Но при сравнении обнаружилось известное сходство растений *A. varius* с западных берегов Черного моря (Румыния, между городами Костанца и Чернавода) с крымской локальной расой, что побудило нас рассматривать последнюю в ранге подвида — категории географической.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97-04-48209).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Благоволин Н. С., Леонтьев О. К., Рычагов Г. И. и др. Морские бассейны и положение береговых линий Восточной Европы в плейстоцене и голоцене // Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. М., 1982. С. 9—16.

Борисова А. Г. Род *Astragalus* L. // Е. В. Вульф. Флора Крыма. М., 1960. Т. 2. Вып. 2. С. 185—203.

Васильченко И. Т. Ключ для определения видов секции *Xiphidium* и разделение на видовые ряды // Флора СССР. М.; Л., 1946. Т. 12. С. 646—738.

Гмелин С. Г. Путешествие по России для исследования трех царств естества / Пер. с нем. СПб., 1771. Ч. 1. 273 с.

Зубаков В. А. Понто-каспий как парастраторегион таксонов общей шкалы плио-плейстоцена // Главнейшие итоги в изучении четвертичного периода и основные направления исследований в XXI веке: Тез. докл. СПб., 1998. С. 28—30.

Камелин Р. В. Секция *Paraxiphidium* // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1981. Т. 6. С. 185—188.

Камелин Р. В. Род *Astragalus* L. // Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л., 1986. Т. 3. С. 26—50.

Липский В. И. Флора Кавказа. СПб., 1899. 584 с.

Определитель высших растений Украины. Киев, 1987. 682 с.

Райков Б. Е. Михаил Таушер, член Московского общества испытателей природы. (Из истории эволюционизма в России) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1945. Т. 50. № 5—6. С. 162—169.

Сытин А. К. Новый вид астрагала из Западного Казахстана // Новости сист. высш. раст. 1999. Т. 32. С. 000—000.

Freyn J. Ueber neue und bemerkenswerthe orientalische Pflanzenarten // Bull. l' Herbier Boissier. 1895. T. 3. N 4. S. 177—193.

Gmelin S. G. Reise durch Russland zur Untersuchung der drey Natürreiche. St. Petersburg, 1770. Vol. 1. 182 S.

Podlech D. Revision von *Astragalus* L. sect. *Caprini* DC. // Mitt. Bot. München, 1988. Bd 25. S. 1—924.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 11 V 1999

SUMMARY

Infraspecific structure of *Astragalus brachylobus* Fisch. ex DC. includes not only ecotypes and local races but also hybrid forms, though the hybridization not typical of the genus *Astragalus*. It is suggested that a hybrid daughter population originated from a cross between the parent species *Astragalus brachylobus* and *A. varius* S. G. Gmel. on the eastern coasts of Caspian sea during the Late Pleistocene. An adaptation to the sand substrates had a selective value for the hybrid plants. Following migration asross the dry shelf of Caspian sea to Eastern Caucasus a western marginal part of hybrid population was isolated as *A. barbidens* Freyn growing on sand dunes in Dagestan. A comparative study of *A. brachylobus* and *A. barbidens* indicates that the two names are not synonymous. The local race of *A. varius* from western Crimea is described as *A. varius* subsp. *eupatoricus* subsp. nov.

УДК 582.998(47)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 12

© **А. Н. Сенников**

РОД *HIERACIUM* S. STR. (*ASTERACEAE*) ВО ФЛОРЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ. СЕКЦИИ *FOLIOSA*, *ROBUSTA*, *ACCIPITRINA*, *PRENANTHOIDEA*, *PRENANTHELLA*, *AESTIVA*, *ALPESTRIA*

A. N. SENNIKOV. THE GENUS *HIERACIUM* S. STR. (*ASTERACEAE*) IN THE FLORA OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA. SECTIONS *FOLIOSA*, *ROBUSTA*, *ACCIPITRINA*, *PRENANTHOIDEA*, *PRENANTHELLA*, *AESTIVA*, *ALPESTRIA*.

Рассмотрены 7 секций рода *Hieracium* на территории европейской части России. Приведены сведения о типификации названий, синонимике и географическом распространении таксонов.

Ключевые слова: *Hieracium*, Россия, систематика, номенклатура, географическое распространение, типификация.

Род *Hieracium* L. s. str., насчитывающий огромное количество апомиктических микровидов, остается очень слабо изученным на территории России. Автор обработки этого рода во «Флоре европейской части СССР» Р. Н. Шляков (1989) указывает, что отмеченные им виды не исчерпывают всего разнообразия ястребинок на данной территории. Наличие большого количества гербарных материалов, накопленных в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) и Санкт-Петербургского государственного университета (LECB) и не учтенных в обработке Шлякова, позволило нам пересмотреть объем некоторых секций и уточнить количество и распространение видов *Hieracium*, встречающихся на территории европейской части России.

Далее приводятся конспект и ключ для определения видов *Hieracium* из секций *Foliosa*, *Robusta*, *Accipitrina*, *Prenanthoidea*, *Prenanthella*, *Aestiva*, *Alpestria*, встречающихся на территории европейской части России. Распространение видов указывается в соответствии со схемой, принятой во «Флоре европейской части СССР» («Флоре Восточной Европы»). В конспекте даны лишь необходимые синонимы с обязательным цитированием упомянутой выше обработки Шлякова. Синонимика и номенклатура таксонов переработаны в соответствии с нашими предыдущими работами (Сенников, 1998а, б; Hackman, Sennikov, 1998). Ссылки на Международный кодекс ботанической номенклатуры (МКБН) даны по Токийскому изданию (International code..., 1994).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Листочки обертки без опушения; листья часто сизоватые, снизу с сетчатым выступающим жилкованием; корзинки с узкоконусовидным основанием; рыльца всегда желтые . . . . 2.

+ Листочки обертки с железистыми и обычно также с простыми и звездчатыми волосками, корзинки цилиндрические, с (узко)чашевидным основанием . . . . 3.

2. Ножки корзинок без опушения . . . . 1. *H. virosum.*

+ Ножки корзинок со звездчатыми волосками . . . . 2. *H. robustum.*

3. Средние и отчасти нижние листья отчетливо скрипковидные, верхние и средние — с широким, стеблеобъемлющим основанием; ножки корзинок и все ветви соцветия до основания покрыты обильными железистыми волосками . . . . 4.

+ Средние и нижние листья яйцевидно-ланцетные или ланцетные, иногда слабоскрипковидные, верхние и средние — с клиновидным или закругленным основанием; ножки корзинок обычно с немногочисленными железистыми волосками или без них, иногда также с простыми волосками, ветви соцветия только в верхней части могут быть с железистыми волосками . . . . 7.

4. Наружные листочки обертки широкие (1.3—1.5 мм шир.) притупленные, с довольно частыми железистыми волосками (0.2)0.5—0.7(0.9) мм дл. и очень редкими до рассеянных простыми волосками 0.8 мм дл. преимущественно по средней линии листочка, с очень редкими до рассеянных звездчатыми волосками, по краю с широкой неопушенной каймой; ножки корзинок с частыми железистыми 0.2—0.5 мм дл. и единичными простыми волосками . . . . 7. *H. furvescens.*

+ Наружные листочки обертки узкие (0.9—1.0 мм шир.), острые, с обильными железистыми (иногда также и простыми) волосками по всей поверхности листочка, по краю без каймы или с очень узкой неопушенной каймой . . . . 5.

5. Листочки обертки с обильными железистыми 0.4—0.8 мм дл. и рассеянными до частоватых звездчатыми волосками, всегда без простых волосков; нижние листья с длинным, очень узким сужением . . . . 4. *H. lanceolatum.*

+ На листочках обертки всегда присутствуют единичные до довольно редких простые волоски . . . . . 6.

6. Листочки обертки с железистыми волосками обильными (0.2—0.5 мм дл.) в верхней половине листочка, рассеянными до частых (0.5—0.8 мм дл.) в нижней половине листочка; с простыми и обычно только по краю, реже с редкими по всей поверхности звездчатыми волосками. Листья цельнокрайные или с шипиковидными зубцами . . . . 5. *H. multiglandulosum.*

+ Листочки обертки с обильными железистыми волосками (0.3)0.5—0.8(1) мм дл. (в том числе и в верхней половине листочка), обычно по всей поверхности с рассеянными до частых звездчатыми волосками. Листья с мелкими, отчетливо треугольными, реже шипиковидными зубцами . . . . 6. *H. albocostatum.*

7. Средние стеблевые листья с узким клиновидным основанием, нижние — в основании с узкокрылатым черешковидным сужением; обертка многолистная (не менее 35 листочков), с многочисленными укороченными наружными листочками; листочки обертки большей частью по средней линии с прижатыми, очень редкими до рассеянных тонкими светлыми железистыми волосками 0.2—0.4 (0.8—1.2) мм дл. и единичными до очень редких простыми волосками . . . . 3. *H. silvestre.*

+ Средние стеблевые листья с более широким, ширококлиновидным или закругленным, часто стеблеобъемлющим основанием, иногда слабоскрипковидные, нижние — в основании с широким сужением;

обертка менее многолистная (25—30 до 35 листочков), с немногочисленными укороченными наружными листочками . . . . 8.

8. Стебель с 1—3 развитыми прикорневыми листьями, обычно засыхающими ко времени цветения; средние стеблевые листья узкостеблеобъемлющие, слабоскрипковидные, верхние — ланцетные с широким закругленным основанием . . . . 14.

+ Стебель без развитых прикорневых листьев . . . . 9.

9. Ножки корзинок с рассеянными до довольно частых простыми волосками; стебель и листья с многочисленными простыми волосками . . . . 11. *H. condylodes.*

+ Ножки корзинок без простых волосков или с единичными простыми волосками . . . . 10.

10. Листочки обертки по средней линии опушенные частыми железистыми и единичными до редких простыми волосками, по краю с широкой неопушенной каймой . . . . 11.

+ По крайней мере наружные листочки обертки опушены по всей поверхности частыми до обильных железистыми волосками с примесью простых волосков . . . . 12.

11. Все стеблевые листья опушены многочисленными звездчатыми волосками; листочки обертки с редкими до рассеянных звездчатыми волосками . . . . 9. *H. angustum.*

+ Все стеблевые листья без звездчатых волосков или самые верхние с немногими звездчатыми волосками снизу по краю пластинки и по жилкам; листочки обертки (почти) без звездчатых волосков . . . . 8. *H. crocatum.*

12. Листочки обертки с рассеянными звездчатыми волосками, в основании корзинки с плотным звездчатым опушением, заходящим на нижнюю часть листочков; ножки корзинок нередко со звездчатыми волосками . . . . 12. *H. krylovii.*

+ Листочки обертки без звездчатых волосков или с единичными звездчатыми волосками большей частью по краю листочков; ножки корзинок обычно без железистых волосков . . . . 13.

13. Все стеблевые листья с многочисленными звездчатыми волосками, с широко закругленным основанием, очень редко стеблеобъемлющие и слабоскрипковидные; листочки обертки с единичными (редкими) звездчатыми волосками по краю листочка в основании корзинки; ножки корзинок с плотным звездчатым опушением . . . . 10. *H. reticulatum.*

+ Все стеблевые листья без звездчатых волосков или самые верхние с немногочисленными звездчатыми волосками снизу, стеблеобъемлющие, слабоскрипковидные; листочки обертки без звездчатых волосков; ножки корзинок с немногочисленными звездчатыми волосками или (почти) без них . . . . 14.

14. Листочки обертки с рассеянными до довольно частых железистыми волосками и единичными до очень редких простыми волосками; ножки корзинок без простых волосков, с очень рыхлым звездчатым опушением. Стебли и листья с рассеянными простыми волосками или без них . . . . 13. *H. chlorinum.*

+ Листочки обертки с редкими железистыми и простыми волосками; ножки корзинок и чешуевидные листья на них обычно с жесткими простыми и единичными звездчатыми волосками. Стебли и листья с многочисленными жесткими простыми волосками . . . . 14. *H. pinegense.*

15. Листочки обертки с очень редкими железистыми волосками 0.2—0.3 мм дл. и редкими до довольно редких светлыми простыми волосками 0.5—0.9 мм дл., с обильными звездчатыми и малоклеточными волосками . . . . 17. *H. pohlei.*

+ Листочки обертки с более частыми и более длинными железистыми волосками, без обильного опушения из звездчатых и малоклеточных волосков . . . . 16.

16. Листочки обертки с очень частыми железистыми волосками 0.2—0.8(1) мм дл., единичными до очень редких (редкими) простыми волосками 0.5—0.8 мм дл., без звездчатых волосков; ножки корзинок с рассеянными до довольно частых железистыми волосками 0.2—0.3 мм дл. . . . . . 16. *H. gemellum.*

+ Листочки обертки с редкими до частоватых железистыми волосками 0.2—0.5 мм дл., редкими до довольно редких простыми 0.5—0.8 мм дл. и рассеянными звездчатыми волосками; ножки корзинок с единичными до частых простыми и единичными до редких железистыми 0.1—0.2 мм дл. волосками или без них . . . . 15. *H. dovrense.*

Секция 1. *Foliosa* (Fries) Zahn

1921, in Engl. Pflanzenreich, 75 : 35, in clavi; id. 1922, ibid. 79 : 935. — *Hieracium Foliosa* Fries, 1862, Uppsala Univ. Arsskr. (Mat.-Nat.), 1862 : 123, stat. indef.; Peter, 1894, in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4, 5 : 384, stat. indef.

Typus: *H. foliosum* Waldst. et Kit. (=*H. virosum* Pall.).

1. *H. virosum* Pall. 1771, Reise, 1 : 501; Шляк. 1989, Фл. европ. части СССР, 8 : 223. — *H. foliosum* Waldst. et Kit. 1803, in Willd. Sp. Pl. 3, 3 : 1589.

Lectotypus (Николаев, 1990 : 559): «In campis elatioribus prov. Isetensis, Pallas» (LE!).

Евр. Россия: Ц. (Волж.-Кам., Волж.-Дон.), В.

Общ. распр.: Вост. Евр. — З. (Днепр., Молд., Причерн.), К.; Кавказ; Зап. и Вост. Сиб.; Дальн. Восток; Ср. Азия; Ср. Евр. (вост.); Средиз. (вост.); Малоаз.; Иран; Дж.-Кашг.; Гим.; Яп.-Кит. (зап.).

Секция 2. **Robusta Sennik. sect. nov.** (*Umbellata—Foliosa*)

Plantae erosulatae. Folia plerumque base lata, amplexicaulia, glauco-viridia, plerumque stellata. Involucri phylla epilosa. Pedicelli stellati. Achaenia atro-brunnea.

Typus: *H. robustum* Fries.

Растения без розетки прикорневых листьев. Листья обычно с широким стеблеобъемлющим основанием, сизо-зеленые, часто со звездчатыми волосками. Листочки обертки без опушения. Ножки корзинок со звездчатыми волосками. Семянки темнокоричневые.

Тип: *H. robustum* Fries.

2. *H. robustum* Fries, 1848, Symb. Hist. Hierac. : 193; Шляк. 1989, Фл. европ. части СССР, 8 : 225. — *H. largum* Fries, 1862, Uppsala Univ. Arsskr. (Mat.-Nat.), 1862 : 127; Шляк. 1989, цит. соч. : 225. — *H. pallonianum* Zahn, 1908, in Schedae Herb. Fl. Ross. 6 : 85. — *H. largum* var. *pallonianum* (Zahn) Schljak. 1989, цит. соч. : 225.

Lectotypus (Николаев, 1990 : 560): «In provinciis Katharinoslaw et Poltawa, Haupt» (LE!).

Евр. Россия: Ц. (Волж.-Кам., Волж.-Дон.), В.

Общ. распр.: Вост. Евр. — З. (Днепр., Молд., Причерн.), К.; Кавказ; Зап. и Вост. Сиб.; Дальн. Восток; Ср. Азия; Ср. Евр.; Средиз.; Малоаз.; Иран; Дж.-Кашг.; Гим.; Яп.-Кит. (зап.).

Примечание. Названием *H. largum* Fries P. H. Шляков (1989) обозначал растения с более опушенным простыми волосками стеблем. Пересмотр гербарного материала показал, что стебель у всех экземпляров, относящихся к *H. robustum* s. l., опушен хотя бы под узлами, существует непрерывный переход между сильно и слабо опушенными растениями. Ареалы указанных форм полностью совпадают. Поэтому мы считаем необоснованным различение *H. robustum* s. str. и *H. largum* в качестве самостоятельных видов.

Секция 3. *Accipitrina* Koch

1844, Syn. Fl. Germ., ed. 2, 2 : 528, p. p. — *Hieracium Sabauda* Fries, 1862, Uppsala Univ. Årsskr. (Mat.-Nat.), 1862 : 127, stat. indef. — Sect. *Sabauda* (Fries) G. Schneid. 1888, Deutsch. Bot. Monatsschr. 6, 8-9 : 121.

Lectotypus (Шляков, 1989): *H. sabaudum* L.

3. *H. silvestre* Tausch, 1828, Flora (Regensb.), 11, 1, Erg.-Bl. : 70. — *H. boreale* Fries, 1819, Novit. Fl. Suec., ed. 1, 5 : 77, nom. invalid. provis., p. min. p. — *H. obliquum* Jord. 1848, Cat. Jard. Dijon. : 23; Шляк. 1989, Фл. европ. части СССР, 8 : 228. — *H. vagum* Jord. 1849, Cat. Jard. Grenoble : 21; Шляк. 1989, цит. соч. : 228. — *H. boreale* subsp. *scabiosum* Sudre, 1899, Bull. Ass. Pyren. : 250. — *H. boreale* f. *lugdunense* Rouy, 1905, Fl. France, 9 : 388. — *H. scabiosum* (Sudre) Juxip ex Kotov, 1965, Фл. УРСР, 12 : 499; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 83, comb. invalid.; Шляк, 1989, цит. соч. : 228. — *H. lugdunense* (Rouy) Juxip ex Schljak. 1989, цит. соч. : 228. — *H. virgultorum* auct. non Jord. ex Boreau: Юксип, 1960, цит. соч. : 85; Шляк. 1989, цит. соч. : 228.

Описан из Европы: «In silvaticis totius Europae».

Евр. Россия: П. (Калининградская обл.), Ц. (юг Лад.-Ильм.).

Общ. распр.: Вост. Евр. — Ц. (Верхн.-Днепр.), З. (Карп., Днепр., Молд.), К.; Кавказ; Ср. и Атл. Евр.; Средиз.; Малоаз.

Примечание. Мы принимаем для этого вида наиболее раннее корректное название, отвергая название «*H. boreale* Fries», применявшееся в прошлом веке к этому виду, как некорректное в номенклатурном отношении и включавшее в себя в различном понимании также *H. umbellatum* L. и *H. crocatum* Fries. О принятом нами объеме этого вида см.: Сенников, 1999.

Секция 4. *Prenanthoidea* Koch

1844, Syn. Fl. Germ., ed. 2, 2 : 527, emend. Sennik., h. 1.

Involucri phylla 7—8 mm lg. Pedicelli, rami inflorescentiae generalis et caulis sub inflorescentia copiose glandulosi. Folia caulina media late amplexicaulia, pandurata, infima longe anguste petioliformiter contracta. Achaenia straminea.

Typus: *H. prenanthoides* Vill.

Листочки обертки 7—8 мм дл. Ножки корзинок, ветви общего соцветия и стебель под соцветием покрыты обильными железистыми волосками. Средние стеблевые листья широкостеблеобъемлющие, скрипковидные, нижние с длинным узким черешковидным сужением. Семянки соломенно-бурые.

Тип: *H. prenanthoides* Vill.

4. *H. lanceolatum* Vill. 1789, Hist. Pl. Dauph. 3 : 126, tab. 30; Шляк. 1989, во Фл. европ. части СССР, 8 : 232.

Описан из Франции: «Dans les bois, a Champoleon, pres l'origine du Drac, a Lans et ailleurs».

Евр. Россия: Ц. (Лад.-Ильм.: парк г. Павловска).

Общ. распр.: Ср. и Атл. Евр.; Средиз.

Примечание. В России встречается только в качестве натурализовавшегося растения во дворцовом парке г. Павловска. Этот вид принадлежит к комплексу так называемых «парковых ястребинок» («Park-hieracien» — Hylander, 1943), высевавшихся в конце XVIII—начале XIX в. в составе травосмесей в качестве газонных растений в парках Швеции и, как выяснилось, также окрестностей Санкт-Петербурга, где эти ястребинки были обнаружены нами в принадлежавших императорской и знатным дворянским фамилиям парках. Указание Р. Н. Шлякова (1989 : 234) на произрастание этого вида в Тихвинском р-не Ленинградской обл. и Гдовском р-не Псковской обл. относится к *H. albocostatum* Norrl. ex Juxip.

Секция 5. Prenanthella Sennik. sect. nov.

Involucri phylla 9(10) mm lg. Pedicelli, rami inflorescentiae generalis et caulis sub inflorescentia copiose glandulosi. Folia caulina media late amplexicaulia, pandurata, infima breviter late petioliformiter contracta. Achaenia straminea.

Typus: *H. multiglandulosum* Juxip.

Листочки обертки 9(10) мм дл. Ножки корзинок, ветви общего соцветия и стебель под соцветием покрыты обильными железистыми волосками. Средние стеблевые листья широкостеблеобъемлющие, скрипковидные, нижние с коротким широким черешковидным сужением. Семянки соломенно-бурые.

Тип: *H. multiglandulosum* Juxip.

Примечание. По-видимому, данная группа видов является промежуточной между строго средиземноморской секцией *Prenanthoidea* s. str., для видов которой характерны корзинки с мелкими (7—8 мм дл.) листочками обертки, и широко распространенной секцией *Aestiva*, виды которой имеют корзинки с крупными (10—11 мм дл.) листочками обертки.

5. *H. multiglandulosum* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 478; Сенник. 1998, Бот. журн. 83, 3 : 63; W. Hackman et Sennik. 1998, Retkeilykasvio, ed. 4 : 468. — *H. prenanthoides* Vill. var. *karelorum* Norrl. 1895, in Mela, Suomen Koulukasvio, ed. 3 : 568. — *H. meinshausenianum* Juxip, 1959, цит. соч. : 478, syn. nov. — *H. karelorum* (Norrl.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 141. — *H. duderhofense* Juxip, 1959, цит. соч. : 476, nom. invalid.; Шляк. 1989, Фл. европ. части СССР, 8 : 234, nom. invalid.

Typus: «Новгородская губ., Крестецкий у., по берегу оз. Льнено, 18 VI 1900, № 1288 (Herb. Fl. Ross.), И. Бородин» (LE!, isotypi — LE!, LECB!).

Евр. Россия: С. (Кар.-Мурм., Дв.-Печ.), Ц. (Лад.-Ильм., Верх.-Волж.).

Общ. распр.: Сканд.

6. *H. albocostatum* Norrl. ex Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 477; Шляк. 1989, Фл. европ. части СССР, 8 : 234; Сенник. 1998, Бот. журн. 83, 2 : 70. — *H. prenanthoides* Vill. var. *bupleurifolium* Wimm. et Grab. 1827, Fl. Siles. 2, 2 : 198. — *H. prenanthoides* subsp. *albocostatum* Norrl. 1906, in Cajander, Melan Suomen Kasvio, ed. 5 : 739, descr. fenn. — *H. prenanthoides* subsp. *bupleurifolioides* Zahn, 1906, Hier. Schweiz : 584. — *H. bupleurifolium* (Wimm. et Grab.) Tausch ex Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 142; Tausch, 1828, Flora, 11, 1, Erg.-Bl. : 74, nom. nud. in syn.; Шляк. 1989, цит. соч. : 232. — *H. bupleurifolioides* (Zahn) Juxip ex Kotov, 1965, Фл. УРСР, 12 : 513; Юксип, 1960, цит. соч. : 143, comb. invalid. — *H. pseuderectum* Schljak. 1975, Новости сист. высш. раст. 12 : 252; Шляк. 1989, цит. соч. : 232. — *H. gorczakovskii* Schljak. 1989, цит. соч. : 378.

Typus: «Lapponia Rossica, [Peninsula Kola], 29 VIII 1892, N 98 (J. P. Norrlin, Hieracia Exsiccata, 8), A. O. Kihlman» (H!, isotypus — LE!).

Евр. Россия: С. (Кар.-Мурм., Дв.-Печ.), Ц. (Лад.-Ильм., Волж.-Кам., Ср. и Южн. Урал).

Общ. распр.: Вост. Евр. — З. (Карп.); Зап. Сиб.; Ср. Евр.; Средиз.

7. *H. furvescens* (Dahlst.) Omang, 1910, Nyt Mag. Naturvid. (Christiania), 48 : 246; Шляк. 1989, Фл. европ. части СССР, 8 : 234. — *H. prenanthoides* Vill. var. *furvescens* Dahlst. 1899, in Jonsson, Bot. Tidskr. 22 (1898—1899) : 207. — *H. prenanthoides* subsp. *reducatum* Norrl. 1906, in Cajander, Melan Suomen Kasvio, ed. 5 : 739, descr. fenn. — *H. subelatum* Almq. ex Dahlst. 1918, in Lindman, Svensk Fanerogamfl. : 627. — *H. suberectum* Schischk. et Steinb. 1949, в Крыл. Фл. Зап. Сиб. 11 : 3056, p. p., quoad nom. — *H. reducatum* Norrl. ex Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 475, cum auct. «Norrl. em. Juxip». — *H. imandrense* Juxip, 1959, цит. соч. : 476.

Описан из Исландии: «S: Bu ir, Ingj lasholl, Mafanli; D: Hvammur».

Евр. Россия: С. (Кар.-Мурм.: Мурманская обл.).

Общ. распр.: Сканд.

Секция 6. Aestiva (Juxip ex Schljak.) Sennik. comb. nov.

Subsect. *Aestiva* Juxip ex Schljak. 1987, Аркт. фл. СССР, 10 : 328.

Involucri phylla 10—11 mm lg. Pedicelli plerumque eglandulosi, raro pedicelli nonnulli (nunquam omnes) et rami inflorescentiae generalis (irregulariter) glandulosi. Folia caulina media basi late rotundata vel amplexicaulia, interdum leviter pandurata. Achaenia dilute brunnea.

Typus: *H. aestivum* Fries.

Листочки обертки 10—11 мм дл. Ножки корзинок обычно без железистых волосков, редко некоторые (всегда не все) ножки корзинок и ветви общего соцветия (неравномерно) покрыты железистыми волосками. Средние листья широко закругленные в основании или стеблеобъемлющие, иногда слегка скрипковидные. Семянки светло-коричневые.

Тип: *H. aestivum* Fries.

Примечание. Из состава данной секции мы исключаем вид *H. schennikovii* Schljak. (=*H. pervagum* Jord. ex Boreau, секция *Umbellata* (Fries) Williams).

8. *H. crocatum* Fries, 1848, Symb. Hist. Hierac. : 183; Шляк. 1989, Фл. европ. части СССР, 8 : 235. — *H. crocatum* subsp. *amphileion* Pohle et Zahn, 1907, Allg. Bot. Zeitschr. 13, 9 : 144. — *H. angustifrons* Schljak. 1966, Фл. Мурм. обл. 5 : 427, 279; Шляк. 1989, цит. соч. : 235. — *H. amphileion* (Pohle et Zahn) Juxip ex Schljak. 1987, Аркт. фл. СССР, 10 : 357; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 125, comb. invalid.; Шляк. 1989, цит. соч. : 236.

Описан из северной Евразии: «Locis graminosis herbidis per zonam acrticam et subarcticam totius veteris orbis, in Britannia boreali, Norvegia alpestri facile omni, Suecia boreali, Lapponia, ad Ural, Jeniseam, Sibiriamque orientalem ad Olekminsk, nec non in Gronlandia...».

Евр. Россия: С. (Кар.-Мурм.: Мурманская обл.; Дв.-Печ.: зап.).

Общ. распр.: Сканд., Зап. Сиб.

9. *H. angustum* Lindeb. 1878, Hier. Scand. Exs. 3 : 148; id. 1879, in Hartm. Handb. Scand. Fl. ed. 11 : 55. — *H. ueksipii* Schljak. 1966, во Фл. Мурм. обл. 5 : 427, 279; Шляк. 1989, Фл. европ. части СССР, 8 : 235.

Typus: «Suec. in Jemtia ad lac. Åresjön, ubi cum H. crocato sine formis transitoriis promisque viget, fine Aug., N 148 (Lindeberg, Hieracia Scandinavica Exsiccata, 3)» (GB, isotypus — LE!).

Евр. Россия: С. (Кар.-Мурм., Дв.-Печ.).

Общ. распр.: Сканд. (сев.).

10. *H. reticulatum* (Lindeb.) Lindeb. 1878, Hier. Scand. Exs. 3 : 147; id. 1878, Bot. Not. 1878 : 185; Norrl. 1889, in Herb. Mus. Fenn., ed. 2, 1 : 107; W. Hackman et Sennik. 1998, Retkeilykasvio, ed. 4 : 468. — *H. crocatum* Fr. var. *reticulatum* Lindeb. 1872, Hier. Scand. Exs. 2 : 98. — *H. reticulatum* subsp. *pruiniferum* Norrl. 1889, in Herb. Mus. Fenn., ed. 2, 1 : 146, 107. — *H. pruiniferum* (Norrl.) Norrl. 1895, in Mela, Suomen Koulukasvio, ed. 3 : 567; Шляк. 1989, Фл. европ. части СССР, 8 : 236. — *H. aestivum* Fries subsp. *angustiforme* Pohle et Zahn, 1907, Allg. Bot. Zeitschr. 13, 9 : 144. — *H. aestivum* subsp. *arctogeton* Zahn, 1922, in Engl. Pflanzenreich, 79 : 924, nom. superfl. — *H. zinserlingianum* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 475; Шляк. 1989, цит. соч. : 235. — *H. vischerae* Juxip, 1959, цит. соч. : 475; Шляк. 1989, цит. соч. : 236. — *H. neroikense* Juxip, 1959, цит. соч. : 474; Шляк. 1989, цит. соч. : 235. — *H. arctogeton* Zahn ex Schljak. 1989, цит. соч. : 235, Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 126, comb. invalid.; Сенник. 1998, Бот. журн. 83, 2 : 71, cum. auct. (Zahn) Juxip ex Schljak. — *H. pseudohypochnoodes* Schljak. 1989, цит. соч. : 378.

Описан из Норвегии: «Norveg. med. subalpina c. 1000′: in Bagn ipse et Chr. Sommerfelt... in Östtorpen circa Frösaker pervulgatum ipse et C. Elgenstierna».

Евр. Россия: С. (Кар.-Мурм., Дв.-Печ.), Ц. (Лад.-Ильм., Волж.-Кам.).

Общ. распр.: Сканд.

11. *H. condylodes* Brenn. 1893, Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 9, 5 : 12. — *H. polycomum* Dahlst. ex Norrl. 1906, in Cajander, Melan Suomen Kasvio, ed. 5 : 737; Шляк. 1989, Фл. европ. части СССР, 8 : 236; W. Hackman et Sennik. 1998, in Retkeilykasvio, ed. 4 : 469. — ? *H. fellmanii* Norrl. 1889, in Herb. Mus. Fenn., ed. 2, 1 : 146, «*Fellmani*», 108; Шляк. 1989, цит. соч. : 237. — *H. plurifoliosum* Schischk. et Steinb. 1949, Сист. зам. Герб. Томск. унив. 1-2 : 25; Шляк. 1989, цит. соч. : 235. — *H. kaczurinii* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 8 : 474; Шляк. 1989, цит. соч. : 236.

Описан из Финляндии: «Tervola, vid färjan öfver Kemielf; Rovaniemi, Isosaari vid Karvo i Kemielf; äfven funnen vid Ounasjoki, i Rovaniemi vid Tervo, och i Kittilä i Kemi Lappmark vid Kaukkonen».

Евр. Россия: С. (Кар.-Мурм., Дв.-Печ.).

Общ. распр.: Сканд. (сев.), Зап. Сиб.

12. *H. krylovii* Nevski ex Schljak. 1977, Новости сист. высш. раст. 14 : 218; Шляк. 1989, Фл. европ. части СССР, 8 : 236.

Typus: Алтай, «между „Седлом" (в верхов. р. Кытмы) и вершиной Черной Убы, 7 авг. 1891, П. Крылов» (LE!, isotypus — LE!).

Евр. Россия: Ц. (Дв.-Печ.; Волж.-Кам.; Ср. и Южн. Урал).

Общ. распр.: Зап. и Вост. Сиб.; Ср. Азия.

13. H. chlorinum Sennik. sp. nov. — Caulis pilis simplicibus paucis tectus. Folia suprema oblongo-ovata, basi late rotundata; media oblongo-lanceolata, leviter pandurata, apice acute attenuata, basi late amplexicaulia, dentibus majusculis acutis oblique sursum vergentibus; infima obovato-lanceolata, acutiuscula, basin versus in petiolum angustata; supra (suprema solum) pilis stellatis sparse et (infima praeapue) pilis simplicibus tecta vel epilosa, subtus pilis stellatis simplicibusque tecta vel epilosa. Involucri phylla 10—11 mm lg., 1.0—1.6 mm lt., acutiuscula, limbo angusto epiloso, secus lineam medianam pilis glanduliferis 0.1—0.5 (0.6) mm lg. sparse — sat dense, pilis simplicibus 0.8—1.1 mm lg. solitarie — parcissime, basi pilis stellatis parcissimis — nullis obsita. Pedunculi pilis glanduliferis 0.1 mm lg. parcis simplicibusque, sparse stellatis obsita.

Typus: «Montes Uralenses medii, in summitate monticuli Kniasjpinskaja in pinetis lapidosis, 59° 56′ latitudinis borealis, 59° 17′ longitudinis orientalis, 17 VIII 1928, K. Igoschina» (LE).

Affinitas. A *H. sangilensi* Tupitzina involucri phyllis angustioribus pilis glanduliferis pluribus, pedunculis sparse (non solitarie) stellatis differt.

Стебель с немногочисленными простыми волосками. Листья верхние — продолговато-яйцевидные, с широким закругленным основанием; средние — продолговатоланцетные, слабоскрипковидные, с оттянутой острой верхушкой и широким стеблеобъемлющим основанием, с довольно крупными острыми направленными косо вверх зубцами; нижние — обратнояйцевидно-ланцетные, коротко заостренные, в основании с длинным узким черешковидным сужением, сверху с рассеянными звездчатыми (только самые верхние) и простыми (большей частью нижние) волосками или без опушения, снизу с немногочисленными простыми и звездчатыми волосками или без них. Листочки обертки 10—11 мм дл., 1.0—1.6 мм шир., островатые, по краю с узкой неопушенной каймой, по средней линии с рассеянными до довольно частых железистыми волосками 0.1—0.5 (0.6) мм дл. и единичными до очень редких простыми волосками 0.8—1.1 мм дл., в основании с очень редкими звездчатыми волосками или без них. Ножки корзинок с редкими железистыми 0.1 мм дл. и простыми волосками, с очень рыхлым звездчатым опушением.

Тип: «Средний Урал, на вершине Князьпинской сопки в сосновом лесу на каменистом грунте, 59° 56′ с. ш., 59° 17′ в. д., 17 VIII 1928, К. Игошина» (LE).

Родство. От *H. sangilense* Tupitzina отличается более узкими листочками обертки с более многочисленными железистыми волосками и ножками корзинок с очень рыхлым звездчатым опушением (а не с единичными звездчатыми волосками).

Изученные образцы (specimina examinata): «Gubern. Perm, in jugo Uralensis, Wischerskaja тропинка [sic!], 1877, N 89c, P. Krylow» (LE); «Gubern. Ufa, distr. Sterlitamak, prope Ssiitowa, 1878, N 478, J. Schell» (LE); «Башкирия, Исянгуловский лесхоз, Касмарское лесничество, кв. 53, дубняк злаково-разнотравный, 20 VII 1963, Л. Торонова» (LE); «Свердловская обл., Карпинский р-н, Кытлым, на западном склоне горы Колпак, около дороги, 12 VIII 1965, М. Сторожева» (LE).

Евр. Россия: Ц. (Волж.-Кам.: Ср. Урал). Может быть найден также в сибирской части Урала.

Эндемик России.

14. H. pinegense Sennik. sp. nov. — Caulis foliaque pilis simplicibus densis tectus. Folia caulina media infimaque oblonga, basi leviter angustata, indumento stellato omnino destituta. Involucri phylla pilis glanduliferis 0.1—0.3 mm lg. sparsis, pilis simplicibus raris, stellatis nullis obsita; pedunculi pilis stellatis solitariis vel nullis, plerumque pilis simplicibus rigidis tecti.

Typus: «Archangelsk prov., Pinega reservatum, ad ripam sinistram rivuli Sotka locus Mosseev Nos, in pinetis lucidis, 1984, s. n., E. V. Simaczeva» (LE, isotypi — LE).

Affinitas. A *H. sangilensi* Tupitzina foliis caulinis infimis brevioribus (non basi attenuatis), caule foliisque pilis simplicibus densis tectis differt.

Стебель и листья с частыми простыми волосками. Средние и нижние стеблевые листья продолговатые, в основании слабо суженные, все полностью без звездчатых волосков. Листочки обертки с рассеянными железистыми 0.1—0.3 мм дл. и редкими простыми волосками, без звездчатых волосков, ножки корзинок с единичными звездчатыми волосками или без них, обычно также с жесткими простыми волосками.

Тип: «Архангельская обл., Пинежский заповедник, левый берег р. Сотки против урочища Мосеев Нос, редкостойный сосняк, 1984, Е. В. Симачева» (LE, изотипы — LE).

Родство. От *H. sangilensis* Tupitzina отличается короткими (а не оттянутыми в основании) нижними стеблевыми листьями и обильным опушением стебля и листьев из жестких простых волосков.

Исследованные образцы (specimina examinata): «Архангельская обл., Пинежский заповедник, урочище Мосеев Нос, обнажение напротив избы, 10 VIII 1983, Е. В. Симачева» (LE); там же, «гипсовое обнажение, 15 VIII 1984, Е. В. Симачева» (LE).

Евр. Россия: С. (Дв.-Печ.).

Локальный эндемик.

Секция 7. *Alpestria* (Fries) Burn. et Gremli

1883, Cat. Hier. Alpes Marit. : XI, 17. — *Hieracium Alpestria* Fries, 1862, Uppsala Univ. Arsskr. (Mat.-Nat.), 1862 : 102.

Lectotypus (Шляков, 1989 : 237): *H. dovrense* Fries.

15. *H. dovrense* Fries, 1848, Symb. Hist. Hierac. : 128; W. Hackman et Sennik. 1998, Retkeilykasvio, ed. 4 : 469. — *H. mutilatum* Almq. ex Elfstr. 1890, Bih. Kongl. Sv. Vet.-Akad. Handl. 16, 7 : 74, s. str.; Шляк. 1989, Фл. европ. части СССР, 8 : 237. — *H. turbidum* Norrl. 1906, in Cajander, Melan Suomen Kasvio, ed. 5 : 73. — *H. carpaticum* Bess. subsp. *subgracilescens* Dahlst. ex Zahn, 1921, in Engl. Pflanzenreich, 77 : 811. — *H. subgracilescens* (Dahlst. ex Zahn) Noto, 1944, Tromsø Mus. Aarshefter, 64 (1943), 4 : 25; Шляк. 1989, цит. соч. : 237.

Описан из Скандинавии: «In alpibus Norvegiae totius, usque ad Finmarkiam tam occidentalem (Tromsoe), quam orientalem (Bögfjorden) a summa regione Pini adterminum Betulae, vulgaris species; per alpes centrales Dovrenses vulgatissima facile generis; in provincia Aggerhusensi; ut in Torpen, Jondalen etc., usque ad 7—800′ descendit. Mirum prefecto in latere alpium Svecico haud esse observatum, licet in Skurdalsfjeld Stördaliae ad Jemtlandiae fines abundet».

Евр. Россия: С. (Кар.-Мурм.: Мурманская обл.; Дв.-Печ.: Соловецкие о-ва).

Общ. распр.: Сканд.

16. *H. gemellum* Almq. ex Elfstr. 1893, Hier. Alp. Mittl. Skand. : 65. — *H. amplifolium* Almq. ex Elfstr. 1890, Bih. Kongl. Sv. Vet.-Akad. Handl. 16, 7 : 69, s. str., non Arv.-Touv. 1876. — *H. gracilentipes* (Dahlst. ex Zahn) Notø, 1944, Tromsø Mus. Aarshefter, 64 (1943), 4 : 15; Шляк. 1989, Фл. европ. части СССР, 8 : 237. — *H. pasense* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 50; Шляк. 1989, цит. соч. : 237. — *H. eurofinmarkicum* (Norrl.) Schljak, 1966, во Фл. Мурм. обл. 5 : 286; Шляк. 1989, цит. соч. : 238.

Описан из Швеции: «Åreskutan, Totthummeln (öfversta delen af granregionen)».

Евр. Россия: С. (Кар.-Мурм.: Мурманская обл.).

Общ. распр.: Сканд.

17. *H. pohlei* Zahn, 1907, Allg. Bot. Zeitschr. 13, 9 : 145, Шляк. 1989, Фл. европ. части СССР, 8 : 238.

Typus: Архангельская обл., «ad fl. Schtschugor, 12 VII 1905, R. Pohle» (LE!).

Евр. Россия: С. (Дв.-Печ.: р. Щугор).

Эндемик.

Типификация некоторых названий в роде *Hieracium*

H. pallonianum Zahn, 1908, in Schedae Herb. Fl. Ross. 6 : 85.

Lectotypus (Sennikov, h. l.): «Курская обл., Белгородский у., в дубовом лесу бл. дер. Титовки (на глинисто-песчаной почве, около дороги), 6 VIII 1904, № 1826 (Herb. Fl. Ross.), И. Паллон» (LE, isolectotypus — LE).

H. aestivum Fries subsp. *angustiforme* Pohle et Zahn, 1907, Allg. Bot. Zeitschr. 13, 9 : 144.

Lectotypus (Sennikov, h. l.): «Archangelsk prov., litus orientale maris Albi, ad. fl. Simn. Solotiza, 9 IX 1904, R. Pohle» (LE).

Примечание. В протологе этого таксона этикетка данного гербарного образца процитирована ошибочно: «Linn. Solotiza» (Zahn, 1907 : 144). Указание на корректное название этого населенного пункта (Зимняя Золотица) имеется в работе Р. Н. Шлякова (1989).

Syntypus: «Archangelsk prov., [in pineto-lariceto] ad fl. Mesen, Beloschtschelskaja, Sept. 1905, R. Pohle» (LE).

H. crocatum subsp. *amphileion* Pohle et Zahn, 1907, Allg. Bot. Zeitschr. 13, 9 : 144. Holotypus: «Archangelsk prov., litus orientale maris Albi, Puschlachta, 19 VII 1904, R. Pohle» (LE!).

Работа выполнена при финансовой поддержке Подпрограммы «Биологическое разнообразие» и Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96-15-97913).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Николаев В. Я. Обзор кавказских видов *Hieracium* подрода *Hieracium* — секции *Prenanthoidea, Schmalhauseniana, Foliosa, Sabauda, Umbellata, Tridentata* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 4. С. 556—563.

Сенников А. Н. Валидизированные номенклатурные комбинации в роде *Hieracium* (*Asteraceae*), первоначально недействительно обнародованные А. Я. Юксипом // Бот. журн. 1998а. Т. 83. № 2. С. 68—80.

Сенников А. Н. Номенклатурные комбинации в роде *Hieracium* (*Asteraceae*), недействительно обнародованные А. Я. Юксипом. Невалидизированные названия // Бот. журн. 1998б. Т. 83. № 3. С. 61—74.

Сенников А. Н. Первые итоги изучения ястребинок (*Hieracium*, *Asteraceae*) флоры Белоруссии // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 119—128.

Шляков Р. Н. Ястребинка — *Hieracium* L., Ястребиночка — *Pilosella* Hill // Флора европейской части СССР. Л., 1989. Т. 8. С. 140—379.

Юксип А. Я. Ястребинка — *Hieracium* L. // Флора СССР. М.; Л., 1960. Т. 30. С. 1—698.

Hylander N. Die Grassameneinkömmlinge schwedischer Parke mit besonderer Berücksichtigung der *Hieracia silvaticiformia* // Symb. Bot. Upsal. 1943. Vol. 7. N 1. S. I—XIII, 1—432, Taf. I—XXIV.

International code of botanical nomenclature (Tokyo code). Adopted by the Fifteenth International botanical congress (Yokohama, August—September 1993) // Regn. Veg. 1994. Vol. 131. P. 1—XXVIII, 1—389.

Hackman W., Sennikov A. N. Hieracium L. (s. str.) — ukonkeltanot // Retkeilykasvio (Field Flora of Finland) / Ed. by Hämet-Ahti L., Suominen J., Ulvinen T., Uotila P., 4th ed. Helsinki, 1998. S. 466—479.

Zahn K. H. Hieracia Rossica nova v. minus cognita a R. Pohle in provinciis Wologda et Archangelsk usque ad litus orientale maris Albi, in insulis nonnullis adjacentibus et in Uralo boreali aestate 1905 et 1906 lecta // Allg. Bot. Zeitschr. 1907. XIII Jahrg. N 7-8. S. 109—113; N 9. S. 141—145.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 8 XII 1998

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 1999. Т. 84. № 12)

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

	Стр.
Astragalus varius **subsp. eupatoricus** Sytin **subsp. nov.**	121
Hieracium **sect. Aestiva** (Juxip et Schljak.) Sennik. **comb. nov.**	129
Hieracium **sect. Prenanthella** Sennik. **sect. nov.**	128
Hieracium **sect. Robusta** Sennik. **sect. nov.**	127
Hieracium chlorinum Sennik. **sp. nov.**	130
H. pinegense Sennik. **sp. nov.**	131

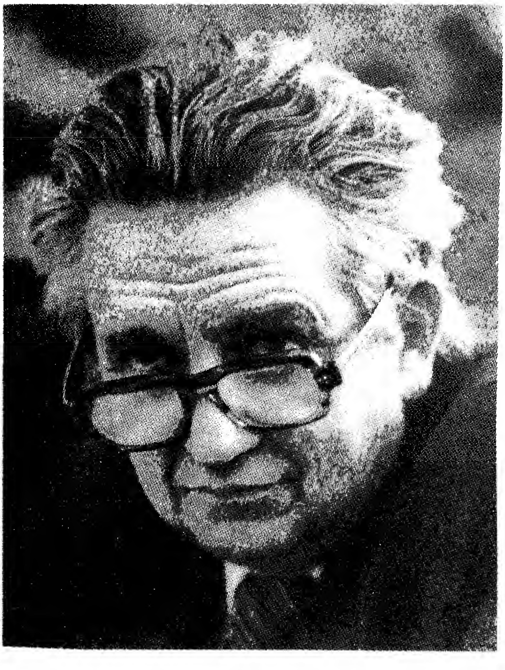
ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57) : 58

НИКОЛАЙ ЕВГЕНЬЕВИЧ БУЛЫГИН

К 75-летию со дня рождения

V. T. YARMISHKO. NIKOLAI EVGENIEVICH BULIGIN (ON THE OCCASION OF HIS 75TH BIRTHDAY)



Исполнилось 75 лет со дня рождения Николая Евгеньевича Булыгина, известного дендролога-интродуктора, фенолога и биоклиматолога, лесоведа, профессора кафедры ботаники и дендрологии Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии им. С. М. Кирова (ЛТА), чья трудовая деятельность началась здесь более 45 лет назад.

Н. Е. родился 12 августа 1924 г. в г. Воронеже. В 1953 г. он окончил факультет озеленения городов и населенных мест ЛТА, связав свою последующую трудовую жизнь с этим старейшим лесным вузом нашей страны. В течение нескольких лет он занимал должность директора ботанического сада ЛТА, работал в лесомелиоративных и лесоустроительных экспедициях. В 1954 г. был приглашен преподавать дендрологию на кафедре ботаники и дендрологии. Впоследствии Н. Е. прошел на кафедре все ступени педагогической карьеры — от ассистента до профессора, а после ухода с должности заведующего кафедрой проф. П. Л. Богданова в течение 13 лет заведовал этой кафедрой, созданной еще в 1919 г. акад. В. Н. Сукачевым.

Н. Е. Булыгин своей неутомимой деятельностью внес весомый вклад в организацию научной работы кафедры, в совершенствование учебного процесса, в подготовку программ и учебных планов. Он является автором целого ряда учебных пособий по ботанике, дендрологии, ботаническому ресурсоведению, фенологии, биологии, а в 1985 и 1991 гг. осуществил два издания учебника «Дендрология» для высших учебных заведений по специальности «Лесное и лесопарковое хозяйство» (третье, переработанное и существенно расширенное издание сдано в печать в 1999 г. в соавторстве с В. Т. Ярмишко).

В преподавании дендрологии Николай Евгеньевич является последователем В. Н. Сукачева и своего учителя проф. С. Я. Соколова с очевидным акцентом на углубленную характеристику биологических особенностей и экологических свойств древесных растений. В курсе декоративной дендрологии он также делает упор на экологическую устойчивость древесных растений в условиях промышленной среды, по существу превратив эту учебную дисциплину в отдельный курс урбанодендрологии. В созданном им и впервые читаемом в лесных вузах курсе фенологии Н. Е. охватывает все современные разделы этой многопрофильной науки — географическую, биологическую, экологическую и прикладную фенологию, а интегрируя ее с дендрологией, он обосновал новое направление — дендрофенологию. Судя по многочисленным научным публикациям (их более 160, в том числе 20 монографий и справочников) и кафедральным отчетам, Н. Е. за последние полвека выполнил обширный комплекс исследований в области биологии и экологии древесных растений, их интродукции, флористики, охраны природы и фитооптимизации техногенной среды, фенологии и биоклиматологии.

Совершенно уникальным можно признать осуществленный Николаем Евгеньевичем в Санкт-Петербурге и его окрестностях 50-летний комплексный биоклиматический и дендролого-интродукционный мониторинг, охвативший более 1200 видов древесных растений (включая практически все виды местной дендрофлоры) и позволивший связать основные показатели их экологической адаптации, результаты и перспективы интродукции с фенологическим биоритмом, возрастной изменчивостью растений, короткопериодными колебаниями климата и его антропогенными изменениями. Весьма интересны результаты исследований сезонной сопряженности динамики наступления фенофаз-индикаторов с динамикой таких микрофенологических процессов, как формирование зачаточных побегов и их генеративной сферы в почках, рост камбиального кольца, ростовая активность корневых систем у разных древесных видов (около 200), а у представителей рода *Larix* Mill, кроме того, изучена связь фенологии побегов с морфофизиологической периодичностью годичного цикла их развития.

Целый ряд работ Н. Е. Булыгина посвящен биологии цветения, плодоношения, семеношения древесных растений (преимущественно интродуцированных), их внутривидовой биологической и экологической гетерогенности, выращиванию семенного потомства интродуцентов в условиях мегаполиса Санкт-Петербурга. Это позволило не только расширить существующие представления по исследованным вопросам, но и обогатить дендрофлору садов и парков города представителями почти 150 древесных видов-интродуцентов, выращенных из семян местной репродукции.

Н. Е. является инициатором закладки ряда арборетумов в Ленинградской обл., он впервые провел изучение дендрофлоры урбанофитоценозов более 50 промышленных городов России и сопредельных государств и разработал несколько зональных вариантов ассортимента древесных растений для озеленения городов и населенных мест Европейской России, в том числе для Санкт-Петербурга и его зеленой зоны.

Глубокие исследования были выполнены им по дендромелиорации трасс линий электропередачи сверх- и ультравысокого напряжения с целью обеспечения их экологической безопасности. Интересны и масштабны исследования, посвященные результатам и перспективам интродукции древесных растений (включая редкие и исчезающие виды России и бывшего СССР) в мегаполисе Санкт-Петербурга. Широкую известность получили работы Н. Е. в области географической фенологии, естественной периодизации годичного цикла развития ландшафтов различных природных зон России, сопряженности динамики сезонного развития растений и биоценозов (включая лесные) с динамикой прохождения фенологических времен. Оригинальностью и новизной характеризуются его исследования по математическому моделированию эколого-ритмических и фенолого-географических связей, в том числе разработанный им метод долгосрочного прогноза тепло- и влагообеспеченности предстоящего сезона вегетации с использованием системы зональных весенне-летних дендрофенологических индикаторов.

Н. Е. Булыгина всегда отличала способность заражать своими научными идеями студентов, аспирантов, коллег по работе и создавать активно действующие творческие коллективы. Он подготовил 6 кандидатов наук, а его дипломниками в Лесотехнической академии были около 120 выпускников лесохозяйственного факультета.

Н. Е. неоднократно избирался членом Совета и председателем ревизионной комиссии Русского ботанического общества, он был организатором и куратором секции интродукции растений на целом ряде делегатских съездов. В течение 30 лет Н. Е. является председателем Центральной фенологической комиссии Русского географического общества, более четверти века он возглавлял совет ветеранов войны и труда в СПбГЛТА.

Юбилейная статья предполагает оценку проделанного, но подводить итоги еще рано, а потому пожелаем Николаю Евгеньевичу доброго здоровья, долгих лет активной плодотворной деятельности, талантливых учеников и последователей.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Н. Е. БУЛЫГИНА

1961. Деревья и кустарники дендрологического сада и парка Ленинградской лесотехнической академии. Л.: Всесоюзный заочный лесотехнический институт (ВЗЛТИ). 111 с. (Совместно с П. А. Акимовым).

Плодоношение и семенное размножение некоторых древесных экзотов в Ленинграде // Зеленое строительство. Л.: Научн.-техн. о-во Зеленого строительства. С. 25—30.

1963. Периоды заложения соцветий и цветков у деревьев и кустарников в Ленинграде // Вопросы фенологии леса. Л.: Наука. С. 167—178.

1964. О периоде покоя у некоторых древесных растений в Ленинграде // Тр. ВЗЛТИ. № 8. Л.: ВЗЛТИ. С. 185—190. (Совместно с А. С. Родионовой).

Плодоношение клена маньчжурского в Ленинграде // Бот. журн. Т. 49. № 3. С. 412—417.

Периоды образования цветков в почках древесных растений и влияние погоды на обилие их цветения // Тр. ВЗЛТИ. № 8. Л.: ВЗЛТИ. С. 193—223.

Плодоношение деревьев и кустарников в районе Ленинграда // География плодоношения древесных пород. М.: Институт Географии АН СССР. С. 16—20.

1965. Календарь природы парка Ленинградской лесотехнической академии // Календари природы Северо-Запада СССР. Л.: Гидрометеоиздат. С. 36—44.

1966. К методике учета влияния зимних температур на сезонное развитие древесных растений // Доклады фенологического сектора Географического о-ва СССР. Л.: ГО СССР. Вып. 2. С. 113—122.

1967. К методике фенологических наблюдений за повторным цветением и плодоношением древесных растений // Докл. совещ. актива фенологов Географического о-ва СССР. Л.: ГО СССР. С. 28—36.

1968. Сосна румелийская (*Pinus peuce* Gris) в районе Ленинграда и перспективы разведения ее на Северо-Западе СССР // Матер. научн.-техн. конф. лесохозяйственного факультета ЛТА. Л.: ЛТА. С. 105—106.

1969. Биология семеношения бересклета большекрылого и перспективы разведения его на Северо-Западе СССР // Научн. пробл. биологии древесных растений. Л.: ЛТА. С. 72—81.

О возможности прогноза сроков зацветания древесных растений по фенологическим индикаторам методами математической статистики // Матер. научн.-техн. конф. ЛТА. Л.: ЛТА. С. 98—102. (Совместно с З. Н. Довгулевич).

1970. Жимолость Шамиссо (*Lonicera chamissoi* Bunge) в Ленинграде // Тр. БИН АН СССР. Сер. 6. Вып. 10. С. 93—98.

Фенолого-статистический метод прогноза периодов созревания плодов и семян древесных растений // Матер. научн.-техн. конф. лесохозяйственного факультета ЛТА. Л.: ЛТА. С. 11—14.

1971. Динамика созревания и сроки сбора плодов и семян древесных растений в Ленинградской области // Матер. научн.-техн. конф. лесохозяйственного факультета ЛТА. Л.: ЛТА. С. 7—12.

1973. Фенологические наблюдения над хвойными. Ялта: Гос. Никитский ботанический сад. 48 с. (Совместно с Г. С. Захаренко, С. И. Кузнецовым, Г. Д. Ярославцевым).

1974. Дендрология. Фенологические наблюдения над хвойными породами. Л.: ЛТА. 82 с.

О фенологической тенденции и цикличности в вековых фенологических рядах на Северо-Западе России // Лесоведение, лесные культуры и почвоведение. Л.: ЛТА. Вып. 3. С. 25—33. (Совместно с З. Н. Довгулевич).

1975. Влияние засух 1972 и 1973 гг. на цветение и плодоношение древесных растений // Сборник законченных научн.-исслед. работ. Л.: ЛТА. Вып. 3. С. 11—15.

Исследование тенденции и цикличности в фенологических рядах в связи с фитофенологическим прогнозированием // Физико-географическое районирование и прогнозирование. Л.: ГО СССР. С. 32—36.

Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. М.: Наука. 27 с. (Совместно с М. С. Александровой, Л. С. Плотниковой и др.).

1976. Дендрология. Фенологические наблюдения над лиственными древесными растениями. Л.: ЛТА. 70 с.

Особенности сезонного роста корней древесных растений в условиях засухи // Лесоведение, лесные культуры и почвоведение. Л.: ЛТА. Вып. 5. С. 126—131. (Совместно с А. А. Коротаевым).

Цикличность в фитоценологических рядах и ее индикационное значение // Межвуз. сб. законченных научн.-исслед. работ. Л.: ЛТА. Вып. 4. С. 8—10. (Совместно с С. В. Бердниковой).

1977. Ассортимент деревьев и кустарников, рекомендуемых для формирования лесопарков и мест отдыха в пригородной зоне Ленинграда // Ландшафтная таксация и формирование насаждений пригородных зон. Л.: Стройиздат. С. 218—221. (Совместно с Ю. И. Ходаковым).

Исследование осеннего роста корневых систем у интродуцированных видов лиственницы // Лесоведение, лесные культуры и почвоведение. Л.: ЛТА. Вып. 6. С. 88—93. (Совместно с А. А. Коротаевым).

О содержании некоторых химических элементов в плодах и семенах древесных растений в условиях городской среды // Рациональное использование природных ресурсов и охрана окружающей среды. Л.: Ленинградский политехнический институт. С. 133—137.

Сравнительная эффективность фитофенологических прогнозов сезонной ритмики дуба и его древесных спутников // Сезонное развитие природы. М.: Московский филиал ГО СССР. С. 7—9.

Фенология и морфофизиологические периоды в годичном цикле развития побегов лиственницы (*Larix* Mill.) // Лесоведение, лесные культуры и почвоведение. Л.: ЛТА. Вып. 6. С. 112—118. (Совместно с О. П. Налимовым).

1979. Ассортимент древесных растений для озеленения улиц и набережных Ленинграда // Типовые приемы озеленения и благоустройства улиц. Л.: Ленинградск. зональный научн.-исслед. ин-т экспериментального проектирования. С. 53—56.

О сопряженности динамики сезонного роста корней и побегов у сосны обыкновенной под Ленинградом // Лесоведение, лесные культуры и почвоведение. Л.: ЛТА. Вып. 8. С. 56—61. (Совместно с А. А. Коротаевым).

Оценка воздействия факторов погоды на ритм сезонного развития древесных растений методами множественного регрессионного анализа // Лесн. журн. № 5. С. 15—18. (Совместно с С. В. Бердниковой).

Роль фенологических календарей в изучении природных условий и организации рационального природопользования // Сезонная жизнь природы Русской равнины. Л.: Наука. С. 4—9. (Совместно с С. В. Щеголевой).

Фенологический календарь парка ботанического сада Ленинградской лесотехнической академии // Там же. С. 40—45.

Фенологические наблюдения над древесными растениями. Л.: ЛТА. 97 с.

1980. Деятельность В. Н. Сукачева в Ленинградской лесотехнической академии // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. Л.: ЛТА. Вып. 9. С. 3—11. (Совместно с А. С. Тихоновым).

Моделирование и прогнозирование в индикационной дендрофенологии. Л.: ЛТА. 98 с. Деп. в ВИНИТИ, № 1033-81. Деп. (Совместно с З. Н. Довгулевич, В. А. Курочкиной и Л. Г. Михалкиной).

1981. История интродукции кленов в Ленинграде. Л.: ЛТА. 50 с. Деп. в ВИНИТИ, № 4168-81. Деп. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

1982. Биологические основы дендрофенологии. Л.: ЛТА. 80 с.

Сопряженность фенологической структуры года с метеорологической ритмикой на Северо-Западе России // Экология и защита леса. Л.: ЛТА. Вып. 7. С. 11—17.

Фенологические наблюдения. Организация, проведение, обработка. Л.: Наука. 223 с. (Совместно с В. А. Тавровским и С. В. Щеголевой).

1983. Интродукция кленов на Северо-Западе РСФСР. Л.: ЛТА. 203 с. Деп. в ВИНИТИ, № 3006-83. Деп. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

Сезонная жизнь // Природа Ленинградской области и ее охрана. Л.: Лениздат. С. 155—164.

1984. Дендромелиорация трасс линий электропередачи с целью обеспечения их экологической безопасности // Рациональное использование природных ресурсов и охрана окружающей среды. Л.: Ленинградск. политехн. ин-т. Вып. 7. С. 38—41.

1985. Дендрология. М.: Агропромиздат. 280 с.

Клен серебристый в Ленинграде и перспективы его использования в озеленении на Северо-Западе РСФСР. Л.: ЛТА. 31 с. Деп. в ВИНИТИ, № 6296-85. Деп. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

1986. Биологические особенности видов рода клен (*Aceraceae*), культивируемых в Ленинграде, и изменения климата // Бот. журн. Т. 71. № 1. С. 71—78. (Совместно с Н. В. Ловелиусом и Г. А. Фирсовым).

Дендрология. Лабораторный практикум. Л.: ЛТА. 91 с.

Плодоношение, зимостойкость и перспективы разведения на Северо-Западе РСФСР интродуцированных видов и форм клена. Л.: ЛТА. 193 с. Деп. в ВИНИТИ, № 6952-В86. Деп. (Совместно с Н. В. Ловелиусом и Г. А. Фирсовым).

1987. Влияние аномально суровой зимы 1984/1985 гг. на зимостойкость хвойных интродуцентов в Ленинграде // Бюл. ГБС АН СССР. № 67. С. 94—103. (Совместно с В. Н. Комаровой и Г. А. Фирсовым).

1989. Основные результаты и перспективы дальнейшей интродукции хвойных на Северо-Западе России. Л.: ЛТА. 142 с. Деп. в ВИНИТИ, № 3983-В89. Деп. (Совместно с В. Н. Комаровой и Г. А. Фирсовым).

1990. Долгосрочный фенологический прогноз и информативность феноиндикаторов // Экология и защита леса. Л.: ЛТА. С. 28—35. (Совместно с З. Н. Довгулевич).

Древесные растения «Красной книги СССР» в Ленинграде // Бюл. ГБС АН СССР. № 157. С. 9—15. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

Реакция древесных растений на изменение тепло- и влагообеспеченности // Бюл. ГБС АН СССР. № 156. С. 22—27. (Совместно с Н. В. Ловелиусом и Г. А. Фирсовым).

1991. Дендрология. Л.: Агропромиздат. 352 с.

Дендрологические фонды садов и парков Ленинграда. Л.: БИН РАН. 66 с. Деп. в ВИНИТИ, № 2790-В91. Деп. (Совместно с О. А. Связевой и Г. А. Фирсовым).

Календарь природы Северо-Запада СССР // Человек и стихия. Л.: Гидрометеоиздат. С. 82—91.

1992. Интродукция растений и дендромелиорация урбанизированной среды. Л.: ЛТА. 132 с. Деп. в ВИНИТИ, № 1962-В92. Деп. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

Фенологическая сопряженность прилета птиц с развитием растительности под Ленинградом // Экология и защита леса. СПб.: ЛТА. С. 47—52. (Совместно с Е. Н. Мартыновым).

1993. Биология. Части 1, 2, 3. СПб.: ЛТА. 164 с. (Совместно с М. В. Барчуковой, С. П. Гусевым, Е. Н. Мартыновым и др.).

Дендромелиорация трасс высоковольтных линий и территорий подстанций // Энергетическое строительство. № 5. С. 57—62. (Совместно с Г. Н. Александровым).

1994. Выдающийся дендролого-интродукционный эксперимент в Санкт-Петербурге. СПб.: ЛТА. 142 с. Деп. в ВИНИТИ, № 1779-В94. Деп. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

Современная интерпретация материалов Э. Л. Вольфа по интродуцированной дендрофлоре Санкт-Петербурга. СПб.: ЛТА. 56 с. Деп. в ВИНИТИ, № 1750-В94. Деп. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

Уникальный арборетум зоны тайги // Известия СПбЛТА. Вып. 2. С. 201—211.

1995. Древесные интродуценты, перспективные для лесного и лесопаркового хозяйства на Карельском перешейке // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. СПб.: БИН РАН. С. 24—26.

Древесные растения местной флоры в урбанофитоценозах Санкт-Петербурга // Бюл. ГБС РАН. Вып. 172. С. 3—7. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

1996. Полтора века фенологического мониторинга в «Лесном» // Известия СПбЛТА. Вып. 4. С. 165—174.

Эпифитные лишайники арборетума Санкт-Петербургской лесотехнической академии и выяснение их индикаторной роли // Лесн. журн. № 6. С. 13—18. (Совместно с Н. В. Малышевой).

1997. Дендрофенологическая индикация и долгосрочный прогноз погоды // Известия СПбЛТА. Вып. 5. С. 25—33.

Сергей Яковлевич Соколов (к 100-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 82. № 5. С. 123—130. (Совместно с О. А. Связевой).

Фенологический календарь Лисинского учебно-опытного лесхоза // 200 лет лесному и опытному делу в Лисинском учебно-опытном лесхозе. СПб.: ЛТА. С. 113—125.

1998. Биоклиматическая цикличность и адаптация древесных растений муссонного климата при интродукции на Северо-Запад России // Растения в муссоном климате. Владивосток: Дальнаука. С. 157—160.

Дендрология. Лабораторный практикум. СПб.: ЛТА. 82 с. (Совместно с В. Ю. Нешатаевым и С. Г. Сахаровой).

Древесные растения российского Дальнего Востока, культивируемые в Санкт-Петербурге // Растения в муссоном климате. Владивосток: Дальнаука. С. 160—162. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

Исследования кафедры ботаники и дендрологии в области дендромелиорации линий электропередачи сверх- и ультравысокого напряжения // Известия СПбЛТА. Вып. 6. С. 21—27.

Малоизвестные материалы И. Фалька о времени введения в культуру некоторых древесных видов флоры России // Бот. журн. Т. 83. № 8. С. 85—89. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

Magnolias in the Arboreta of St. Petersburg, Russia // Magnolias and their allies. London: International Dendrology Society. P. 289—290. (In common with G. A. Firsov).

1999. Дендрофлористические исследования кафедры ботаники и дендрологии в урбанофитоценозах городов России и зарубежных стран // Известия СПбЛТА. Вып. 7. С. 21—29.

Принципы выделения дендроритмотипов и их индикаторное значение при интродукции древесных растений // Биоразнообразие. Интродукция растений. СПб.: БИН РАН. С. 111—113.

© *В. Т. Ярмишко*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 30 VI 1999

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5

The production ecology of wetlands / Ed. by D. F. Westlake, J. Kvet, A. Szczepanski. Cambrige, 1998. 568 p.

(Продукционная экология водно-болотных угодий / Под ред. Д. Ф. Вестлейка, Ж. Квет, А. Щепаньского. Кембридж, 1998. 568 с.)

V. A. SMAGIN. (*A REVIEW*). THE PRODUCTION ECOLOGY OF WETLANDS. 1998

Книга, вышедшая на английском языке, — монументальный труд, выполненный большим коллективом авторов, представляющих ряд различных направлений естествознания. Авторы и редакторы сборника рассматривают его и как итог многолетнего изучения «wetlands» (водно-болотных угодий), и как ступень для развития дальнейших исследований. В редакторском предисловии, в числе достоинств представляемого труда указывается, что главное внимание уделено роли биологических компонентов, процессам функционирования «wetlands ecosystems» и их структуре, а не рассмотрению отдельных водно-болотных экосистем и их региональному обзору. Рассматривается в основном прибрежно-водная растительность озер, рек и низинных болот (fens) со слабокислой или щелочной средой, в то время как большинство исследователей сконцентрировали свое внимание на верховых болотах с кислой средой. Ценность данных, получаемых в ходе реализации международной биологической программы, заключается в том, что они дают возможность выявления взаимосвязи продуктивных процессов прибрежно-водной растительности с жизнедеятельностью популяций микроорганизмов, насекомых, птиц и животных, происходящей в водной и воздушной среде, в почве, а также степени влияния на них выпаса и скашивания. В сводке содержится много ссылок на работы исследователей в Восточной Европе и в СНГ, малоизвестных в Западной Европе и США, и на ряд публикаций в местных журналах, часто не находящих места на страницах реферативных журналов.

Открывает книгу глава «General ecology of „Wetlands"», написанная S. Hejny и S. Segal с участием И. М. Распопова. Во введении к главе указано, что термин «wetlands» используется с 1970-х гг. и ныне стал часто употребляемым. Однако в понимании его объема единого взгляда не существует. Общеизвестно, что «wetlands» — это местообитания, где уровень воды находится около поверхности почвы или над ней, покрытые растительностью, способной постоянно или длительное время находиться в условиях избыточного увлажнения. Общепринятым считается относить к таковым марши и сообщества прибрежно-водной растительности, но нет единой точки зрения на включение в понятие «wetlands» сообществ «открытой воды», сырых побережий, мангров, сырых лугов, торфяных болот, периодически обводненных местообитаний. Приводится ряд определений понятия «wetlands». В широком смысле, принятое Международным союзом охраны природы, оно трактуется как «участки, занятые маршами, низинными травяными болотами, торфяниками или водоемами, естественными или искусственными, постоянными или пересыхающими, со стоячей водой или проточными, пресноводными или солеными, включая морские мелководья глубиной до 6 м». Для решения задач в рамках Международной биологической программы принято следующее определение «wetlands»: «Территория, где преобладают травяные макрофиты, фотосинтез которых в основном проходит в воздушной среде, а корни находятся в почве, в течение сезона вегетации залитой или насыщенной водой». Согласно этому определению, в категорию «wetlands» не попадает целый ряд из вышеперечисленных местообитаний. Типичными примерами «wetlands», в том объеме как их понимают авторы книги, являются покрытые зарослями *Phragmites*, *Scirpus*, *Typha* и *Cyperus* прибрежные части озер, речные отмели, заросшие *Echinochloë* sp. sp., *Paspalum repens*, *Phalaris arundinacea*, низинные болота с *Cyperus papyrus*, видами *Zantedeschia*, *Glyceria*, *Carex*, *Scolochloa*, *Beckmannia*, приморские марши, мелкие реки, каналы и др.

Отличительной чертой «wetlands», по мнению авторов, является их переходный характер между водной средой и сушей, проявляющийся в функциональной и структурной плоскости. Такой характер отпечатывается на растительности и животном мире, на видовом составе их представителей, динамике, жизненных формах.

В обзоре местообитаний дается самая общая картина, детальное рассмотрение дано в следующих главах. Приводится краткая характеристика основных экологических факторов, географический обзор и типология «wetlands». Главную трудность, по мнению авторов, представляет недостаток данных по многим разделам. Очень мало известно об экологии видов, за исключением самых распространенных. Авторы стремились провести синтез имеющихся данных и создать основу для дальнейших исследований. Среди экологических факторов рассмотрены географический и макроклиматический, исторический (развитие в прошлые эпохи и влияние деятельности человека), геоморфологический. Более подробно рассмотрены строение почвы и гидрологические аспекты (уровень воды, скорость течения, деятельность волн, приливов, режим грунтовых вод, воздействие льда), а также химические факторы (содержание кислорода, азота и фосфора в воде), трофический статус водоемов. Среди биотических факторов рассмотрены аллелопатия, ярусная структура и мозаичность растительности. Внимание сосредоточено на рассмотрении жизненных форм и форм роста растений, поясности, характерной для растительности «wetlands», ее типологии и классификации. Приводится таблица с примерами «серий» прибрежно-водной растительности, характерных для различных регионов и континентов. Дается характеристика динамики растительности — флюктуациям и сукцессиям. Кратко описывается сплавинообразование и особенности почвообразовательного процесса на мелководье. Рассмотрена связь стабильности прибрежно-водных экосистем и гидрологического режима — она носит обратный характер. Приводится классификация типов «wetlands». Они подразделены на 4 основных класса по характеру водоема: 1) постоянные с непроточной водой; 2) постоянные с проточной водой; 3) временные, сезонные с пресной водой; 4) временные с соленой водой. Классификация довольно подробная и охватывает бóльшую часть переувлажненных местообитаний. Завершает главу региональный обзор «wetlands», где дана картина их распределения по территории 5 континентов, показывающая, что авторы владеют подробной информацией о водной растительности Западной и Центральной Европы, а по иным областям она носит весьма схематичный характер. Здесь проявляется то, что ощущалось и ранее: несмотря на упоминание терминов «fen», «swamp», авторы имеют дело все же в основном с прибрежно-водной растительностью. Из обзора распределения «wetlands» на территории России можно сделать вывод, что они появляются в лесостепной зоне и южнее, а главными районами их распространения являются дельты крупных рек, впадающих в Черное и Каспийское моря, а также созданные в южной части страны водохранилища.

Глава вторая «Primary production in wetlands» написана J. Kvet and D. F. Westlake. В ней описаны прямые и косвенные методы изучения продуктивности прибрежно-водных растений: взятия укосов, образцов подземной биомассы корней и корневищ, определения скорости роста путем подсчета числа и параметров побегов на стандартных площадках, выявления пропорций между биомассой и продуктивностью побегов и корней. Приводятся таблицы с данными о продуктивности ряда видов, полученными различными исследователями в разных регионах. Рассматриваются сезонные изменения биомассы в популяциях значительного ряда широко распространенных прибрежно-водных растений. Приводятся результаты зольного анализа состава макрофитов, данные об их органическом составе. Дается оценка калорийности водных растений. Значительное место уделено рассмотрению структуры и функций надземной биомассы, особенно ассимилирующих органов, процессов фотосинтеза, метаболизма, а также морфологии и биохимии водных растений. Рассматриваются аэрация, процессы питания и создания запасов питательных веществ, взаимосвязь процессов роста растений с гидрологическими факторами, с влиянием хозяйственной деятельности человека (евтрофикацией, выкашиванием, выпасом, пожарами, изменениями уровня воды). Приводятся сравнительные данные о продуктивности сообществ ряда видов в разных странах, расположенных на разных широтах и отличающихся разным климатом, а также о соотношении продуктивности растительности в разных по уровню трофности водоемах. Рассматриваются различные генотипические вариации (на примере *Phragmites australis*). Дается характеристика морфологических и физиологических особенностей водных растений, позволяющих им адаптироваться к водной среде.

Глава третья «Further fate of organic matter in wetlands» написана J. W. Day, E. Pieczynska и B. Ulehlova. Как следует из названия, в главе рассматривается круговорот органического вещества в прибрежно-водных экосистемах. Ее содержание можно раскрыть путем перечисления названий разделов: источники поступления органического вещества в «wetlands», аутохтонный материал (сосудистые растения, водоросли, микроскопические водоросли), аллохтонный материал (атмосферные осадки, поверхностный смыв, эрозия берегов, осыпи, экскременты птиц, бытовые и промышленные стоки), распределение аллохтонного материала, соотношение аутохтонного и аллохтонного материала в разного типа «wetlands», потери биомассы, потери биомассы макрофитов вследствие употребления их в пищу (беспозвоночными, позвоночными), механическое разрушение зарослей макрофитов, отмирание растений, растворение и вынос органического вещества, биомасса водорослей, биомасса водных организмов, «судьба» аллохтонного материала, образование детрита, трансформации детрита, состав детрита, накопление осадков, вынос. Все разделы написаны в сжатой форме, носят информационно-справочный характер и содержат большое количество ссылок на библиографические источники, где эти вопросы рассмотрены подробно.

Глава четвертая «The role of decomposers in wetlands» написана B. Ulehlova. Во введении к главе указано, что произведенная в прибрежно-водных экосистемах первичная продукция является объектом двух основных процессов разложения — минерализации и гумификации. Разложение происходит в воде, почве, в воздухе, во всех трех средах, в пищеварительном тракте животных. О содержании главы опять-таки может дать представление простое перечисление подзаголовков: окислительно-восстановительные условия; материалы, подвергающиеся разложению; микроорганизмы; состав микроорганизмов; распределение микроорганизмов в пространстве и времени; жизнедеятельность микробов; метаболизм; минеральный цикл. По содержанию и по стилю глава является естественным продолжением предыдущей.

Глава пятая «The role of animals and animal communities in wetlands» написана J. Dvorak и G. Imhof. В ней излагаются результаты проведенных в ходе выполнения Международной биологической программы исследований ряда групп организмов, обитающих в различных типах «wetlands» в Европе, Азии, Африке и Америке. Она написана как обзор, где внимание сосредоточено на наиболее изученных и хорошо известных группах организмов, живущих в прибрежно-водных местообитаниях, без претензии на представление исчерпывающей картины жизни организмов и их роли в экосистемах «wetlands». В подразделе главы «Состав и структура животных сообществ» рассматриваются группы травоядных насекомых, питающихся водными растениями (разными способами, различными частями растений), цепи питания которых привязаны к конкретным видам растений. Приводятся списки насекомых, питающихся тканями растений определенных видов и жизненных форм. Отдельно описывается жизнедеятельность бамбуковой тли и ряда других насекомых. Приводятся данные о региональном распространении некоторых видов и степени ущерба, наносимого макрофитам. Описываются паразиты и хищники, питающиеся за счет травоядных насекомых. Дается характеристика структуры и динамики сообществ насекомых, живущих в надводной и подводной частях прибрежно-водных экосистем. Описываются их трофическая структура и сезонная динамика. Отдельно рассматриваются беспозвоночные, жизнедеятельность которых протекает в корневом слое макрофитов. Затем речь идет о позвоночных — рыбах, амфибиях, рептилиях, птицах и млекопитающих. Для последних приводится региональный обзор. В подразделе этой главы «Вторичная продукция и роль животных в пищевых цепях» подробно рассматриваются пищевые связи различных групп животного мира прибрежно-водных экосистем, наиболее подробно — рыб. В подразделе «Влияние животных на растительность» дается характеристика консорциям, наборам видов беспозвоночных, тесно привязанных пищевыми цепями к определенным видам растений (*Phragmites australis*, *Oryza sativa*) и менее подробно — ряду других. При описании пищевых связей позвоночных дается характеристика ряду видов рыб, птиц и животных, указывается, какие виды растений и в каких пропорциях составляют их рацион.

Глава шестая «Mineral economy and cycling of minerals in wetlands» написана D. Dykyjyva и B. Ulehlova. В ней дается характеристика экологических факторов, определяющих специфику «wetlands», источников питательных веществ (атмосфера, состав воды — дождевой, грунтовой, пресных озер и рек, морской), донных осадков, их химического состава. Показывается влияние сточных вод и загрязнения на минеральный цикл в прибрежно-водной растительности. Описываются способы получения питательных веществ растениями и животными. Приводятся результаты анализа аккумуляции питательных веществ различными видами, частями растений, в различные сезоны и на разных местообитаниях. При рассмотрении минерального цикла в разного типа «wetlands» впервые на страницах данной книги речь заходит о болотах (bogs, fens и transitional types). Дается в самом обобщенном виде краткая характеристика всех трех типов болот. Довольно подробно рассматриваются особенности свойственного каждому из них минерального цикла и специфика минерального питания значительного числа болотных растений. Далее такой же (впрочем, более краткий) обзор дается для прибрежно-водных зарослей, для экосистем рыборазводных прудов, временных водоемов, речных дельт и мелководий, ручьев и малых рек.

Глава седьмая «Micro-climatic conditions and water economy of wetlands vegetation», написанная J. Krolikowska, K. Priban и P. Smid, посвящена подробному рассмотрению температурного режима в разных ярусах прибрежно-водных сообществ разного типа (погруженных, с плавающими листьями и т. д.) и его сезонных вариаций. Приводятся данные о водном режиме и транспирации макрофитов, полученные в основном при исследованиях на искусственных водоемах Чехии. Описываются физиологические особенности прибрежно-водных растений; погодные, гидрологические, биотические, антропогенные факторы, влияющие на интенсивность их транспирации.

Глава 8 «The management of wetlands», написанная S. M. Haslam, F. Klotzli, H. Sukopp и A. Szczepanski, одна из самых объемных, и заметно, что составители сборника придают ей большое значение. В ней говорится о специфике прибрежно-водной растительности, о способах использования подобных местообитаний в разных странах. Продукция «wetlands» используется в промышленных целях (целлюлозно-бумажное производство, получение протеина, соломы), для создания подстилки для скота, как изоляционный материал, для строительства лодок и мелких судов. Они служат местообитанием и кормовой базой для водоплавающей дичи, пушных зверей, рыб. Кратко сообщается об использовании торфа (отложений «wetlands»). Довольно подробно рассмотрена роль прибрежно-водной растительности и отдельных ее видов в процессе очистки воды, отмечается ее роль в сдерживании размывания берегов. Много внимания уделено роли и значению «wetlands» в организации рекреации и тем последствиям для них, что вызываются неумеренностью в проведении последней. Очень подробно обсуждается вопрос охраны «wetlands». Говорится о роли водно-болотных угодий для научных исследований, для охраны биологических ресурсов, поддержания гидрологического баланса. Перечисляются основные направления экологического мониторинга «wetlands», позволяющего отслеживать происходящие изменения и поддерживать в равновесии их экосистемы: водный режим, химический состав воды, степень повреждения растительности фитофагами, состав и обилие водорослей, состав растительных и животных сообществ. Приводятся примеры изменений в растительных сообществах водно-болотных угодий в разных регионах земного шара, произошедших под влиянием евтрофирования и изменения уровня воды. Рассматриваются причины, вызывающие отмирание прибрежно-водной растительности на примере сообществ *Phragmites australis*. Обсуждаются вопросы организации охраны водно-болотных угодий на национальном и местном уровнях, приводятся критерии для выбора объекта охраны. Приводится описание ряда способов охраны водно-болотных угодий от воздействия некоторых угрожающих им факторов. Завершает главу перечень организаций, занимающихся охраной водно-болотных угодий.

Главным недостатком книги является, как ни странно, широко используемый и вынесенный в ее название в общем-то обывательский термин «wetlands», в понимании объема которого, что вполне естественно, нет никакой определенности; нет единства взглядов в этом вопросе и среди коллектива авторов рецензируемой книги. Нет четкости в использовании и универсального понимания многих других терминов, принятых в болотоведении. Часто используется и другой неудачный термин «peatlands», который в одной части книги (в первой, программной главе) противопоставляется термину «wetlands» (выносится за рамки ряда местообитаний, понимаемых как «wetlands»), а в другой — рассматривается как синоним термина «mires», обозначающего один из типов «wetlands» (и то, и другое неправильно). Термин неудачный применяемый для промышленно-прикладных целей, и обозначает торфяное месторождение, пригодное для добычи торфа. Неудачным выбором названия объекта исследований, возможно, объясняется и неубедительный региональный обзор, приводимый в книге. Он не являлся первостепенной целью для авторов, но его несовершенство бросается в глаза. Так, из него следует, что «wetlands» появляются на территории бывшего СССР начиная с лесостепной зоны и распространены к югу от нее по долинам рек и побережью морей. Впрочем, как ни понимай объем понятия «wetlands», все равно это читается как нонсенс.

В целом же книга представляет собой фундаментальный труд, вобравший в себя результаты многолетних исследований прибрежно-водной растительности и животного мира в разных регионах земного шара, выполненных большим числом исследователей — представителей многих научных дисциплин. Она служит хорошим справочным пособием, иллюстрирует где, когда и какие исследования прибрежно-водных экосистем проводились, какие результаты удалось получить. Содержит большое число указаний на то, где опубликованы результаты исследований, обзор которых приведен в данной книге. Список литературы занимает 80 страниц. Но считать его исчерпывающим нельзя, в частности об этом можно судить по степени представленности в нем работ исследователей из стран СНГ: нельзя сказать, чтобы они не были представлены, но выбор их выглядит очень неполным и несколько странным. Впрочем, в этом виноваты во многом и они сами, но и с авторов сборника вины снять нельзя, особенно если учесть, что значительная часть из них — это исследователи из Чехии и Польши, где русский язык по крайней мере до самого недавнего времени знали хорошо.

Выходные данные книги:
ISBN 0521 22822
Price & 80.00
$ 130.00

Можно выразить глубокую признательность издателям за то, что сочли возможным выслать экземпляр этой ценной книги библиотеке Ботанического института РАН, где она теперь доступна для читателей.

© *В. А. Смагин*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 11 V 1999

ХРОНИКА

УДК 001.5 : 58

МЕСЯЦ ПАЛЕОБОТАНИЧЕСКИХ РАБОТ В КИТАЕ

S. G. ZHILIN. A MONTH OF PALAEOBOTANICAL WORKS IN CHINA

Идея совместных палеоботанических работ была предложена известным исследователем ископаемых растений, заместителем директора Института ботаники Академии наук Китая, проф. Ченсень Ли (Professor Chengsen Li). В связи с этим мне и моему ученику из Института ботаники НАН Республики Армения И. Г. Габриеляну удалось с 18 мая по 18 июня 1998 г. по приглашению Академии наук Китайской Народной Республики (Academia Sinica) работать в Пекине в отделе палеоботаники Института ботаники АН Китая (директор отдела — Юфей Ван — Dr. Yufei Wang).

В первую неделю нашего пребывания в Пекине (а именно 22 мая 1998 г.) состоялся Международный симпозиум по систематике и эволюции растений, на котором прозвучали следующие доклады.

Volker Mosbrugger (Тюбинген, Германия) «Эволюция третичных климатов в Европе».

Haining Quin (Пекин, Китай) «Таксономия *Lardizabalaceae*».

Paul Kenrick (Лондон, Англия) «Эпифитизм и переход к наземному образу жизни у *Lycopodiaceae*».

Yufei Wang (Пекин, Китай) «Ископаемые виды *Zelkova*, *Ulmaceae* из среднего миоцена восточного Китая».

Steven R. Manchester (Гейнсвил, Флорида, США) «Третичная история некоторых родов цветковых в Азии, Европе и Северной Америке».

Xiaoquan Wang (Пекин, Китай) «Молекулярные, филогенетические, морфологические и биогеографические свидетельства происхождения рода *Actaea* в пределах рода *Cimicifuga* (*Ranunculaceae*)».

Sergey G. Zhilin (Санкт-Петербург, Россия) «Начальные шаги развития палеокарпологии в России».

Yinzheng Wang (Пекин, Китай) «Морфогенез цветка *Rehmannia glutinosa* (*Scrophulariaceae*) и филогенетическое положение этого вида».

Jason Hilton (Пекин, Китай) «Недавние успехи в проблеме происхождения, эволюции и филогении семенных растений: палеоботаническое рассмотрение».

Yibo Luo (Пекин, Китай) «Экология опыления *Chloranthus*, *Chloranthaceae*».

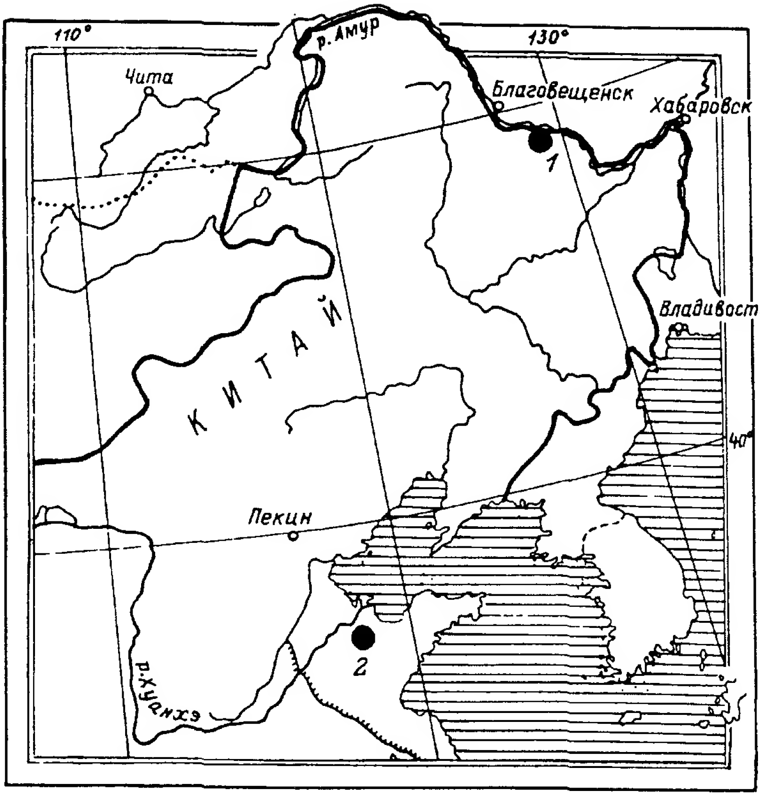
Yanju Liu (Пекин, Китай) «Ископаемая *Metasequoia* из северо-восточного Китая и ее таксономическое значение».

Во вторую неделю пребывания в Пекине нас пригласили участвовать в поездке по провинции Шандунь, где мы посетили действующие копи (по добыче диатомита для химической промышленности) Шаньвана (Shanwang) (см. рисунок), собрав небольшое количество палеоботанических образцов (отпечатков листьев), которые впоследствии удалось привезти в С.-Петербург и Ереван, как и гербарный материал.

Вместе с нами в этой поездке были проф. V. Mosbrugger из Тюбингенского университета, а также J. Hilton, англичанин, целый год работавший в Пекине (как сотрудник Института ботаники) над исследованием пермских фитофоссилий Китая.

В Горной академии Шаньдуня мы прослушали чрезвычайно интересную лекцию проф. Mosbrugger о методах палеоклиматологических исследований и договорились о нашем участии в выдвинутом им долговременном Международном проекте NECLIME (Neogene Climate Evolution in Eurasia).

Мы также посетили Палеонтологический музей флоры и фауны Шаньвана (средний миоцен) в г. Линчи. Целый этаж музея занимают экспозиции образцов из Шаньванского карьера: отпечатки листьев, остатки плодов и семян, фотографии спор, пыльцы и диатомовых водорослей, муляжи и подлинные остатки скелетов позвоноч-



Местонахождения ископаемых растений.

1 — Вуюнь; *2* — Шаньван. Жирная линия — государственная граница Китая.

ных животных (млекопитающих, пресмыкающихся и земноводных), фотографии остатков насекомых и раковины моллюсков. Экспозиция имеет не только учебное, но и высокое научное значение. Она демонстрирует важность местонахождения Шаньван для палеофитогеографии Восточной Азии.

Шаньванская флора была хорошо известна во всем мире благодаря двум изданиям монографии H. H. Hu и R. W. Chaney «A Miocene flora from Shantung province, China», осуществленным одновременно в Вашингтоне (Carnegie Institution of Washington. Publication N 507. 1938. Pt I; 1940. Pt II) и в Китае (Palaeontologia sinica, n. s. A, N 1. Peiping, 1938 and 1940. P. 1—147). Но исследования среднемиоценовой биоты Шаньвана продолжались вплоть до конца 1980-х гг. Палеоботаническая часть этой работы и создание музейной экспозиции проведены под руководством проф. Цюньрон Тао (Junrong Tao) из пекинского Института ботаники.

В третью и четвертую недели пребывания в пекинском Институте ботаники мы с Габриеляном продолжили критическое изучение нижнепалеоценовой коллекции из Вуюня (Wuyun), что на правобережье Амура (см. рисунок), предложенное нам проф. Ченсень Ли. Коллекция из Вуюня, первично обработанная около 15 лет назад (Tao Junrong and Xiong Xianzheng — Acta phytotaxonomica sinica. 1986. Vol. 24. N 1. P. 1—15), весьма велика. Она оказалась очень интересной тем, что в ней были встречены многие виды, известные с территории бывшего СССР (в частности, из Казахстана и Туркмении), распространение которых в пространстве и времени представлялось загадочным без подробной информации о палеофлорах с китайской территории. Но подлинная ясность выявлялась также благодаря переопределению некоторых китайских видов (после дополнительной препарировки образцов и их фотографирования). Иными словами, без тщательного знакомства с коллекцией невозможно было бы прийти к каким-либо новым выводам. Коллекция из Вуюня, как и многие другие, хранится в Национальном музее истории растений Китая (National Museum of the History Plants of China) Института ботаники Академии наук Китая, Пекин.

Раннепалеоценовая флора из карьера Вуюнь первоначально считалась позднемеловой (датской), но так как датский ярус (даний) был перемещен в палеоген, флора Вуюня теперь относится к раннему палеоцену. В этой флоре было встречено несколько близких видов, которые были нам уже знакомы по казахстанским флорам, хотя о большой близости палеофлоры Вуюня в целом к какой-либо конкретной палеофлоре из Восточного и Западного Казахстана говорить не приходится. Флора Вуюня тяготеет к цагаянским флорам. Интересно, что некоторые виды из казахстанских и туркменских эоценовых и олигоценовых флор (например, *Rhus turcomanica*), происхождение которых было неясно, оказались присущи и раннепалеоценовой флоре Вуюня. Тем самым выявилось еще одно направление былых миграций — с востока на запад (см. также ниже о *Strelitzia* и *Peltandra*).

Удалось исправить ряд неверных определений. Так, здесь встретилась хорошо знакомая по олигоцену и миоцену Казахстана *Strelitzia*, которую прежде определяли как *Canna*, *Cannophyllites*, *Zingiberopsis*, *Ctenis* и т. д. Любопытно было здесь же увидеть и *Peltandra* или *Nitophyllites*, которые описаны также из эоцена Призайсанья и Райчихи и из палеоцена Кивды (бассейн реки Буреи).

Очень интересны несомненные березовые во флоре Вуюня — *Alnus* (или *Alnites*), *Corylus* (или *Corylites*), *Betula* — в некотором разнообразии их форм. Это инициальный флористический элемент будущей умеренной флоры. Он может служить указанием на наличие иного направления миграции, ибо эти формы появились еще в сенонское время в Казахстане, а потепление климата в этих местах сместило их (к началу палеогена) с запада на восток. В то же время *Metasequoia*, широко распространившаяся в досенонское еще время, практически не исчезала из казахстанских флор. В изобилии *Metasequoia* имеется и в коллекции из Вуюня. Вместе с этими растениями в коллекции можно видеть множество экземпляров *Cercidiphyllum*, *Trochodendrocarpus*, *Trochodendroides*, *Tetracentron*, *Menispermites*, *Protophyllum* и *Pseudoprotophyllum*. Смешанный палеоценово-меловой облик флоры Вуюня бросается в глаза.

Исследование приамурских разрезов России началось в первые десятилетия двадцатого века. Тогда и были получены (С. В. Константовым в 1913 и 1914 гг.) первые сведения о цагаянских отпечатках листьев, считавшихся в начале века миоценовыми. Вскоре, в 1917 г., А. Н. Криштофович доказал, что меловая флора Сахалина «скрывалась» под именем «миоценовой». Выявление позднемеловой флоры Сахалина повлияло и на изменение возраста цагаянских находок, и их признали позднемеловыми. В тех же слоях, что и отпечатки листьев, были обнаружены кости и даже скелеты позвоночных, что укрепило суждение о меловом (датском) возрасте приамурской флоры. В наши дни цагаянская флора считается раннепалеоценовой. Но это изменение возраста чисто номенклатурное, связанное с уточнением положения датского яруса в мировой стратиграфической шкале. Именно в наши дни цагаянская флора и позднее открытые кивдинская и райчихинская флоры заслуживают изучения на новом уровне. С одной стороны, необходимо привлечение данных с соседней территории Китая, с другой — важно применение современных палеоботанических методов. Одним из важнейших среди них является палеокарпологический. Не менее важны анатомические подходы к исследованию как ископаемых листьев и древесины, так и ископаемых плодов и семян. В России палеокарпологические работы охватили прежде всего олигоцен и миоцен, но ранний—средний палеоген и мел очень слабо изучены. А между тем в Китае уже добыты первые коллекции ископаемых плодов и семян именно из приамурского верхнего мела и палеоцена. Поэтому было бы важно объединить усилия китайских и российских исследователей как по добыче материала из недр земли, так и в совместном исследовании этого материала.

Сопоставление палеофлор, расположенных по побережьям Амура вдоль границы двух государств, является давно желанной задачей палеоботаников, как китайских, так и российских. Если учесть, что сами палеофлоры, материал для которых мы собираемся добыть при полевых работах, пограничны в геохронологическом отношении (граница мела и палеогена), станет понятно, что задача поставлена своевременно и интересно. Северокитайские палеоценовые флоры имеют вполне определенные связи с палеогеновыми флорами Сибири, Казахстана и Средней Азии. Эти связи, частично уже установленные нами в 1998 г., будет очень важно проследить в будущем по новым палеоботаническим сборам на побережьях Амура.

Между двумя исследовательскими группами (из Китая и России) уже заключено соглашение о коллективных исследованиях в предстоящем пятилетии по теме «Корреляция и сопоставление флор кайнофита Китая и России на основе поиска ископаемых растений по берегам реки Амур и их изучения». Это соглашение поддержано и официально — на институтском уровне и на уровне Академий наук наших стран, а также совместным грантом Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) (проект № 99-04-39107) и Государственного фонда естественных наук (ГФЕН) Китая. Руководители работ — со стороны Китая Ченсень Ли и со стороны России С. Г. Жилин. Армянской стороне еще предстоит добиться паритетного соглашения о подобных совместных исследованиях.

Работая в Национальном музее истории растений Китая над образцами из Вуюня, мы в виде перерыва после обеда совершали экскурсии по Ботаническому саду Института ботаники Академии наук Китая, в котором нам приходилось на ходу определять (точнее, вспоминать) растения, так как этикетки большей частью отсутствовали. За все время пребывания в Пекине нам лишь дважды удалось изучать современные растения (*Myricaceae*, *Juglandaceae* и *Salicaceae*) в превосходном гербарии Института ботаники. К сожалению, времени на более длительное знакомство с гербарием не хватило.

В выходные дни нас постоянно опекали сотрудники отдела палеоботаники. Мы вместе с ними посетили Северный ботанический сад (подчиненный городскому управлению), Зоологический сад (чрезвычайно богатый животными, содержащимися большей частью в вольерах), многие музеи и парки (например, Palace Museum, Summer Palace, Fragrant Hills Park) и, разумеется, Великую Китайскую стену.

Мы получили множество интересных и важных научных данных, но хочется хотя бы упомянуть, что у нас остались богатейшие впечатления также и о разнообразнейшей китайской кухне.

© С. Г. Жилин

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 28 VII 1999

АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА», т. 84, 1999 г.

Обзорные статьи

	№	Стр.
Антонова И. С., Азова О. В. Архитектурные модели кроны древесных растений	3	10
Анулов О. В., Щербухин В. Д., Местечкина Н. М., Смирнова Н. И. Роль галактоманнанов в хемосистематике семейства *Fabaceae*	8	24
Березуцкий М. А. Антропогенная трансформация флоры	6	8
Гамалей Ю. В. Таксономическая и экологическая специфичность структур и функций растений	6	1
Егорова Т. В. Проект Биокодекса и традиционная ботаническая номенклатура	3	1
Ильина И. С., Юрковская Т. К. Фитоэкологическое картографирование и его актуальные проблемы	12	1
Околодков Ю. Б. Потенциально вредные и токсичные динофлагеллаты (*Dinophyceae*) в морях евразийской Арктики	11	1
Пиневич А. В. Проблемы классификации цианей и других прокариотных оксифотобионтов	5	1
Солнцева М. П. Проблемы апогаметии	8	1
Федотова Т. А. Структурная организация покровов семени в семействе *Rubiaceae* s. l.: разнообразие, общие закономерности, таксономическое значение, специализация	11	17
Шамров И. И. Семязачаток как основа семенного воспроизведения цветковых растений: классификация структур	10	1

Оригинальные статьи

	№	Стр.
Белкина О. А., Лихачев А. Ю. Некоторые особенности флоры листостебельных мхов Кандалакшского заповедника (Белое море)	11	36
Боголюбов А. Г. Теоретические предсказания исходов внутривидовой конкуренции и их экспериментальная проверка. II. Побегообразование, развитие, модель	7	13
Буданцев Л. Ю. Реконструкция кайнозойских климатов на востоке Северной Азии по палеоботаническим данным	10	36
Волкова Е. А., Галанина О. В., Макарова М. А., Храмцов В. Н. Очерк растительности района Лужской губы Ленинградской области	12	21
Галанина И. А., Галанин А. В. Лишайники в растительном покрове северной части Корякского нагорья	2	1
Димеева Л. А., Кузнецов Л. А. Флора приморской полосы Аральского моря	4	39
Дроздова И. В., Алексеева-Попова Н. В. Особенности минерального состава растений и почв на ультраосновных породах Усть-Бельского горного массива (среднее течение реки Анадырь). III. Растения семейств *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Ericaceae*	7	1
Елина Г. А., Лукашова А. Д., Филимонова Л. В., Кузнецов О. Л. Сукцессии палеорастительности позднеледниковья—голоцена на Заонежском полуострове и зависимости их от уровней Онежского озера	6	32

Зайцева И. И. Экспериментальное изучение влияния тяжелых металлов на планктонные водоросли 8 33

Заугольнова Л. Б. Иерархический подход к анализу лесной растительности малого речного бассейна (на примере Приокско-Террасного заповедника) 8 42

Камелина О. П., Босманова Н. О. Развитие мужских и женских эмбриональных структур в роде *Stachys* (*Lamiaceae*) 4 8

Кашин А. С. Структура агамокомплексов и проблема сальтационного видообразования у покрытосеменных 1 15

Кашин А. С., Чернышова М. П., Сенников А. Н., Отькало О. В., Титовец В. В. Потенциал формообразования агамного комплекса *Pilosella* (*Asteraceae*). 1. Базовые виды 4 25

Кожевников Ю. П. Растительный покров северокольских низкогорий 2 42

Комолова С. А., Мирин Д. М. Особенности восстановительной динамики ельников кисличного и неморально-кисличного типов 12 39

Лотова Л. И., Тимонин А. К. Анатомия первичной и вторичной коры *Rosaceae*. 3. *Quillajoideae* 2 34

Лотова Л. И., Тимонин А. К. Анатомия первичной и вторичной коры *Rosaceae*. 4. *Roseae* и *Ulmarieae* (*Rosoideae*) 3 33

Лотова Л. И., Тимонин А. К. Анатомия первичной и вторичной коры *Rosaceae*. 5. *Kerrieae* и *Cercocarpeae* (*Rosoideae*) 9 10

Малышев Л. И. Основы флористического районирования 1 3

Малышева Н. В. Растения средневековых крепостей Северо-Запада России. 1. Крепости Ленинградской области 10 46

Мочалова О. А. Анализ флоры полуострова Кони (северная часть Охотского моря) 3 44

Новицкая Л. Л., Житкова Е. А., Бумагина З. Д. Ультраструктура оболочек ситовидных элементов сосны, ели и березы 5 20

Ростова Н. С. Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. 1. Естественные популяции видов рода *Leucanthemum vulgare* (*Asteraceae*) . . . 11 50

Савиных Н. П. Побегообразование, морфогенез *Veronica gentianoides* (*Scrophulariaceae*) и происхождение полурозеточных трав 6 20

Салтыковская Т. О., Герасименко Г. Г., Ипатов В. С. Экотопическая характеристика сфагновых сосняков северо-запада России с помощью факторного анализа 11 81

Секретарева Н. А. Сообщества *Alnus fruticosa* (*Betulaceae*) на юго-востоке Чукотского полуострова 11 67

Смирнова О. В., Чистякова А. А., Заугольнова Л. Б., Евстигнеев О. И., Попадюк Р. В., Романовский А. М. Онтогенез дерева 12 8

Солодько А. С. К геоботаническому районированию Сочинского Причерноморья 1 45

Тахтаджян А. Л., Трифонова В. И. Анатомия плода и семени рода *Kaliphora* (*Kaliphoraceae*) в связи с его таксономическим положением 4 1

Урбанавичене И. Н., Урбанавичюс Г. П. Лишайники на *Populus suaveolens* (*Salicaceae*) в Южном Прибайкалье 1 30

Шамров И. И. Развитие семязачатка и семени у некоторых представителей порядков *Liliales* и *Amaryllidales* 2 13

Штефырца А. Г. Сравнительный анализ раннесарматской флоры Бурсука (республики Молдова) и близких по возрасту и территории палеофлористических комплексов 9 1

Сообщения

Аверьянова В. А., Клицов С. В. К кариологии *Convallaria majalis* (*Liliaceae*) в Подмосковье 12 54

Аветисян В. Е., Сафарян А. Д., Мхитарян Ю. А., Асатрян М. Я. Типовые образцы таксонов сосудистых растений, хранящиеся в Гербарии отдела систематики

и географии высших растений Института ботаники НАН Республики Армения (ERE). 4. *Rosaceae* (*Amygdalus*, *Pyrus*) 10 72
Адамчук Н. И. Морфология и анатомия надземных органов *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*) при клиностатировании 2 78
Андреяшкина Н. И., Пешкова Н. В. О горизонтальной структуре растительности горных тундр Урала 10 94
Артамонов А. А. О распространении *Rosa kujmanica* (*Rosaceae*) 12 90
Афонина О. М., Кучеров И. Б. Флора листостебельных мхов внутренней части перешейка Чукотского полуострова (район Амгуэмского моста) 5 77
Бардунов Л. В. О редких видах во флоре листостебельных мхов Центральной Сибири 2 73
Бобров А. А. Флора водотоков Верхнего Поволжья 1 93
Брынцев В. А. Фенологические фазы заложения вегетативных почек у *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) 8 72
Бялт В. В. Список типовых образцов из семейства *Crassulaceae*, хранящихся в гербарии Санкт-Петербургской лесотехнической академии (KFTA) 7 46
Бялт В. В. Список типовых образцов *Crassulaceae* из Западной Австралии, Тасмании и Южной Америки в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) 12 87
Бялт В. В. Что такое *Sedum telephyum* δ. *pluricaule* (*Crassulaceae*)? 9 46
Веденеев А. М. Лишайники Сарепты (Волгоградская область) 11 100
Виноградова В. М. Типовые образцы таксонов семейства *Apiaceae* Средней Азии, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE). 3. *Aegopodium—Eryngium* 3 80
Гедых В. Б. Размещение некоторых растений в сосняке брусничном в зависимости от положения в рельефе и режима освещения 7 97
Генкал С. И. *Aulacosira italica*, *A. valida*, *A. subarctica* и *A. volgensis* sp. nov. (*Bacillariophyta*) в водоемах России 5 40
Гогорев Р. М., Макарова И. В. Род *Chaetoceros* (*Bacillariphyta*) в Белом море 5 31
Гонтарь Э. М. Онтогенез и возрастная структура ценопопуляций *Primula macrocalyx* (*Primulaceae*) в условиях Хакасии и Горного Алтая 7 55
Гончаров А. А., Осипов С. В. Дополнение к флоре десмидиевых (*Desmidiaceae*, *Chlorophyta*) Камчатки 4 61
Горохова С. В. Зависимость плодоношения *Quercus mongolica* (*Fagaceae*) от условий произрастания 2 87
Горошкевич С. Н. О возможности естественной гибридизации *Pinus sibirica* и *Pinus pumila* (*Pinaceae*) в Прибайкалье 9 48
Данилов М. П. Криофитные подушечники в растительном покрове гор Казахстана и Южной Сибири 2 99
Дегтева С. В. Среднетаежные осинники Республики Коми 10 101
Диденко С. Я. Хорология, онтогенез и возрастная структура ценопопуляций *Galanthus plicatus* (*Amaryllidaceae*) в Крыму 7 64
Егоров В. И. Азотфиксирующая активность дикорастущих бобовых трав (*Fabaceae*) на Кольском полуострове 8 98
Егоров В. И., Дудорева Т. А., Плотникова С. Ф. Азотфиксирующая активность лишайников Хибин 1 66
Жукова Л. А., Османова Г. О. Морфологическая пластичность подземных органов у особей *Plantago lanceolata* (*Plantaginaceae*) 12 80
Загидуллина А. Т. Ценотическая напряженность и ее оценка в растительных сообществах (на примере древостоя лишайниково-зеленомошных сосняков Карелии) 5 106
Загидуллина А. Т., Тиходеева М. Ю. Строение древостоя лишайниково-зеленомошных сосняков Карелии 6 105
Зарембо Е. В., Бойко Э. В. Морфолого-анатомическое строение семянок дальневосточных видов рода *Sonchus* (*Asteraceae*) 12 66

Земскова Е. А., Свешникова Л. И. Кариологическое изучение некоторых представителей семейства *Amaryllidaceae* 4 86

Ившин Н. В. Изменчивость двух подвидов *Plantago major* (*Plantaginaceae*) 5 99

Катомина А. П. Дифференциация тканей в оси почки у растений семейства *Pyrolaceae* (к вопросу о переходных жизненных формах) 5 46

Кашин А. С., Костючкова М. К., Калинина И. В., Блюднева Е. А. Эмбриологическое изучение межвидовых гибридов *Panicum miliaceum* × *P. coloratum* (*Poaceae*) 3 67

Князев М. С., Баландин С. В. Популяционные, хорологические и морфологические особенности *Eritrichium uralense* s. l. (*Boraginaceae*) 1 85

Ковтонюк Н. К. Признаки скульптуры поверхности семян в систематике рода *Primula* (*Primulaceae*) на примере сибирских видов 7 41

Кожевников А. Е., Кожевникова З. В. Современное состояние и перспективы развития Гербария Биолого-почвенного института ДВО РАН (VLA). К 80-летию со дня его основания 7 49

Константинова И. А. Ультраструктура *Chlorococcum minutum* (*Chlorophyta*, *Chlorococcaceae*) на разных стадиях жизненного цикла 12 50

Константинова Н. А. Печеночники болот Мурманской области (северо-запад России) 8 60

Королева Н. Е. Обзор растительных сообществ северного побережья Белого моря в устье реки Варзуги (Терский берег, Кольский полуостров) 10 86

Куваев В. Б. Высотное распределение сосудистых растений в северной Норвегии 9 82

Кудряшова Г. Л., Попова Т. Н. К таксономии луков *Allium albidum* и *A. flavescens* (*Alliaceae*) 11 113

Куликов П. В. О распределении *Gagea fragifera* s. l. (*Liliaceae*) на Урале 5 67

Курбанов Д. *Colchium szovitsii* (*Liliaceae*) во флоре Копетдага 2 85

Курбанов Д. О флоре острова Огурчинский (Туркменистан) 8 76

Лавриненко И. А., Лавриненко О. В., Кулюгина Е. Е. Флора и растительность запада Большеземельской тундры (правобережье реки Ортина) 6 95

Ларина Т. Г., Никифоров А. Р., Фурса Д. И. Массовое вторичное цветение растений Горного Крыма в 1996 году 5 70

Ларионова Н. П. Сукцессии луговых агроценозов на осушенной торфяной почве Южной Карелии 2 105

Лащинский Н. Н., Писаренко О. Ю. Бриофлора степей Салаирского кряжа 4 79

Левин Г. Г. Влияние кольцевания стеблей *Swida alba* (*Cornaceae*) на старение и изменение окраски листьев в зависимости от их возраста, структуры и влажности 9 65

Лихонос Т. А., Калашник Н. А. Кариосистематическое изучение некоторых видов рода *Rhodiola* (*Crassulaceae*) 11 107

Лукина Г. А., Папченков В. Г. Цветение *Butomus umbellatus* (*Butomaceae*) и его зависимость от условий произрастания 5 101

Лукина Ю. А., Румянцева Н. И. Каллусогенез и морфогенез в культуре незрелых зародышей различных видов рода *Fagopyrum* (*Polygonaceae*) 3 74

Ляшенко Г. Ф. Динамика высшей водной растительности Рыбинского водохранилища 12 106

Ляшенко Г. Ф. Изменение водной растительности от истока к устью реки Сить (бассейн Рыбинского водохранилища) 2 94

Макаров М. В., Воскобойников Г. М. Влияние ультрафиолетовой радиации на споры *Laminaria saccharina* (*Phaeophyta*) 10 63

Макарова И. В., Стрельникова Н. И. Новые данные по морфологии панциря *Cristodiscus succinctus* (*Bacillariophyta*) 1 57

Макарова И. В., Суханова И. Н. Виды рода *Thalassiosira* (*Bacillariophyta*) восточного шельфа Берингова моря 11 95

Малышева Н. В. Лишайники городов Ивановской области 2 59

Медведева Л. А. Экологический обзор альгофлоры Сихотэ-Алинского биосферного заповедника (Приморский край) 7 71

Мельник В. И. *Fritillaria meleagris* (*Liliaceae*) на Украине 8 81
Миронова С. И. Опыт градиентного анализа сукцессий на промышленных отвалах Якутии 12 99
Мирославов Е. А., Бармичева Е. М., Котеева Н. К. Особенности строения хлоропластов ранневесенних эфемероидов (на примере *Corydalis bracteata*, *Fumariaceae*) 8 93
Михайлова Т. А. Начальные этапы экспериментального формирования ламинариевых ценозов в Белом море 3 56
Мучник Е. Э. Лишайники степей Центрального Черноземья 6 53
Науменко Ю. В. Водоросли реки Тес-Хем (Тува, Россия) 2 54
Околодков Ю. Б. Выявление фототрофных и гетеротрофных динофлагеллат (*Dinophyceae*) в северной части Гренландского моря с помощью эпифлуоресцентной микроскопии 4 53
Орлова Л. В., Покровская Ю. В. Коллекция сосен (*Pinus*, *Pinaceae*) в дендрологическом саду Санкт-Петербургской лесотехнической академии 4 99
Орлова Н. И., Сергиенко В. Г. К флоре мергелистых береговых обнажений реки Сухоны (Вологодская область) 9 58
Павлюткин Б. И. *Juglandaceae* из позднемиоценовой усть-суйфунской флоры Южного Приморья (Дальний Восток России) 9 21
Печенюк Е. В. *Potamogeton sarmaticus* (*Potamogetonaceae*) в Хоперском государственном природном заповеднике 6 77
Пименов М. Г., Клюйков Е. В. Южная граница ареала рода *Conioselinum* (*Umbelliferae*) проходит в Гималаях 3 87
Попова Н. Н. Мохообразные (*Bryophyta*) Липецкой области 4 72
Попова Н. Н. Мохообразные (*Bryophyta*) Тульской области 2 67
Попова Т. Н., Силантьева Н. А. Типовые образцы кавказских видов рода *Euphrasia* (*Scrophulariaceae*), хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (Санкт-Петербург, LE) 8 69
Порядина Л. Н. Лишайники Томпонского улуса Якутии 4 66
Потапова М. Г. Диатомовые водоросли песчаной литорали в восточной части Финского залива 1 59
Пучнина Л. В. Состояние ценопопуляций *Cypripedium calceolus* (*Orchidaceae*) в карстовых ландшафтах Севера Европейской России 9 75
Пяк А. И. Особенности высотного распространения *Brachanthemum baranovii* (*Asteraceae*) в связи с плейстоценовыми событиями на Алтае 3 92
Пяк А. И., Эбель А. Л. География и биоэкологические особенности эндемика юго-восточного Алтая. *Mesostemma martjanovii* (*Caryophyllaceae*) 12 92
Разумова М. В., Поздова Л. М. Влияние температуры на доразвитие зародыша и прорастание семян двух видов *Frutillaria* (*Liliaceae*) 6 63
Репецкая А. И. Некоторые аспекты популяционной биологии однолетних видов *Chenopodiaceae* в галофитных сообществах Крыма. 1 75
Салахова Г. Б., Чернов И. А. Сравнительно-эмбриологическая характеристика некоторых видов *Amaranthus* (*Amaranthaceae*), интродуцированных в Татарстане 1 70
Самосенко И. Е., Шемберг М. А. Состояние ценопопуляций *Anemone baikalensis* (*Ranunculaceae*) в Западном Саяне 8 86
Свириденко Б. Ф. Структура болотной ценофлоры Северного Казахстана 3 103
Седова Т. В. Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. IX. Некоторые особенности митоза *Chlamydomonas* группы *Agloë* (*Chlamydomonadales*, *Chlorophyta*) 10 60
Смагин В. А. Растительность евтрофных болот севера Европейской России 10 75
Смагин В. А. Растительность мезотрофных топей, мочажин аапа-болот, ерсеев бугристых болот севера Европейской России. 7 80
Смагин В. А. Растительность мочажин, ерсеев и олиготрофных топей болот Европейского Севера России 1 104

Степанов Н. В. Особенности флоры сосудистых растений северо-востока Западного Саяна 5 95
Татаренко И. В., Баталов А. Е. Биоморфологические особенности *Leucorchis albida* (*Orchidaceae*) 12 74
Уланова А. А. Водоросли маршевого луга острова Средний (Кандалакшский залив, Белое море) 9 28
Фролов К. Б., Демченко Н. П., Полевой В. В. Рост и деление клеток мезокотилей проростков *Zea mays* (*Poaceae*) в темноте и при освещении красным светом . 6 59
Цвелев Н. Н. О северных видах рода *Huperzia* (*Huperziaceae*) 1 81
Чубарь Е. А. *Taxus cuspidata* (*Taxaceae*) на островах Дальневосточного государственного и морского заповедника (залив Петра Великого, Японское море) 6 82
Шерстнёва О. А. Пигментный аппарат и газообмен *Potamogeton perfoliatus* (*Potamogetonaceae*), произрастающего на литорали восточной части Финского залива 6 118
Шнеер В. С. Серотаксономическое исследование рода *Iris* s. str. (*Iridaceae*) 9 37
Штефырца А. Г., Негру А. Г. Первая находка рода *Mastixia* (*Mastixiaceae*) в раннем сармате юго-восточной Европы 8 57
Щербатюк А. С., Русакова Л. В., Суворова Г. Г., Янькова Л. С., Копытова Л. Д. Фотосинтез хвойных как индикатор их экологических особенностей 11 117
Эбель А. Л. Типовые образцы таксонов семейства *Brassicaceae*, хранящиеся в Гербарии им. П. Н. Крылова Томского государственного университета (TK) . . 6 71
Яковлева О. В., Кравцова Т. И. Ультраструктура клеток перикарпия *Urtica dioica* (*Urticaceae*) 7 33

Систематические обзоры и новые таксоны

Байков С. К. Новый вид рода *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) из Восточного Казахстана 4 108
Бялт В. В. Роды *Tillaea*, *Chiastophyllum* и *Macrosepalum* (*Crassulaceae*) на Кавказе 2 118
Имханицкая Н. Н. Конспект видов рода *Ribes* (*Grossulariaceae*) Кавказа 1 117
Князев М. С. Заметки по систематике и хорологии видов рода *Oxytropis* (*Fabaceae*) на Урале. I. Виды родства *Oxytropis uralensis* 9 113
Кудрин С. Г. Новый вид рода *Pulsatilla* (*Ranunculaceae*) из Амурской области . . . 4 112
Куприянов А. Н. Новые виды рода *Artemisia* (*Asteraceae*) из Алтая и Казахстана . 4 114
Лазьков Г. А. Новый вид и флористические находки в семействе *Asteraceae* из Киргизии 5 125
Лазьков Г. А. Новые таксоны в роде *Silene* (*Caryophyllaceae*) 9 122
Луферов А. Н. Род *Adonis* (*Ranunculaceae*) во флоре Кавказа 8 108
Луферов А. Н., Серов В. П. Конспект кавказских видов рода *Clematis* (*Ranunculaceae*) 6 132
Меницкий Ю. Л. Конспект видов семейства *Betulaceae* Кавказа 12 112
Меницкий Ю. Л. Конспект видов семейства *Cistaceae* Кавказа 5 119
Меницкий Ю. Л. Конспект кавказских видов *Linaria* (*Scrophulariaceae*). II. Секции *Speciosae*, *Repentes*, *Supinae*, *Pelisserianae*, *Diffusae*, *Versicolores* 1 126
Михайлова М. А. К систематике кавказских желтоцветковых хохлаток из секции *Dactylotuber* рода *Corydalis* (*Fumariaceae*) 9 110
Михеев А. Д. Новый вид рода *Papaver* (*Papaveraceae*) с Северного Кавказа 8 105
Михеев А. Д. Обзор видов рода *Centaurea* (*Asteraceae*) флоры Кавказа. 1. Подроды *Centaurea—Haylinella* 9 101
Новоселова М. С. Семейство *Geraniaceae* во флоре российского Дальнего Востока 5 127
Носова Н. В. О родах *Czekanowskia* и *Phoenicopsis* (*Czekanowskiales*) из среднеюрских отложений Ангрена (Узбекистан) 10 112
Околодков Ю. Б. Новый вид *Protoperidinium falk-petersenii* (*Denophyceae*, *Peridiniales*) из Баренцева моря 3 116
Павлова Н. С. Новый вид рода *Papaver* (*Papaveraceae*) с острова Сахалин 2 112

Павлюткин Б. И. Новый вид рода *Aesculus* (*Hippocastanaceae*) в позднем миоцене Приморья (Дальний Восток России) 6 128
Родионенко Г. И. *Alatavia* — новый род семейства *Iridaceae* 7 103
Сенников А. Н. О видах группы *Caesia* рода *Hieracium* (*Asteraceae*) во флоре России 3 120
Сенников А. Н. Первые итоги изучения ястребинок (*Hieracium*, *Asteraceae*) флоры Белоруссии 7 119
Сенников А. Н. Род *Hieracium* s. str. (*Asteraceae*) во флоре европейской части России. Секции *Foliosa*, *Robusta*, *Accipitrina*, *Prenanthoidea*, *Prenanthella*, *Aestiva*, *Alpestria* 12 124
Снигеревская Н. С., Громыко Д. В., Могучева Н. К. Остатки стволов *Septomedullocaulon putoranicum* gen. et sp. nov. (? *Podocarpaceae* s. l.) из вулканогенных отложений нижнего триаса Тунгусского бассейна (Средняя Сибирь) 11 125
Стрельникова Н. И., Макарова И. В. Новый род *Coscinorima* (*Bacillariophyta*) из меловых отложений восточного склона Урала 6 126
Сытин А. К. К систематике *Astragalus brachylobus* и *Astragalus varius* (*Fabaceae*) 12 117
Цвелев Н. Н. Об объеме и номенклатуре некоторых родов сосудистых растений Европейской России 7 109
Чернева О. В. Конспект видов секций *Olgae*, *Nanae*, *Pendentiflorae* рода *Jurinea* (*Asteraceae*) 8 112
Чугайнова Е. Г. Новые виды рода *Ranunculus* (*Ranunculaceae*) из Пермского Предуралья 2 115

Флористические находки

Аверьянов Л. В. *Glycyrrhiza korshinskyi* — новый адвентивный вид и род семейства *Fabaceae* во флоре Ленинградской области 5 138
Аверьянов Л. В. Номенклатурные комбинации и новые виды орхидных (*Orchidaceae*) во флоре Вьетнама 10 126
Азовский М. Г., Иванова М. М., Казановский С. Г., Киселева А. А. Флористические находки в Иркутской области и Бурятии 2 127
Аненхонов О. А., Мартусова Е. Г. Новые местонахождения *Tridactylina kirilowii* (*Asteraceae*) и *Comptosorus sibiricus* (*Aspleniaceae*) в Бурятии 3 126
Аскерова Р. К., Керимов В. Н. О новых для флоры Азербайджана родах семейства *Boraginaceae* 2 122
Баранова О. Г., Пузырев А. Н. Новые аборигенные виды флоры Удмуртии 8 120
Бялт В. В. Редкие и новые заносные растения для Мурманской области 5 140
Верхолат В. П., Гришин С. Ю. Новое местонахождение *Ilex rugosa* (*Aquifoliaceae*) на Северных Курилах (остров Парамушир) 1 133
Власова Н. В., Шауло Д. Н., Красников А. А. О находке *Tamarix gracilis* (*Tamaricaceae*) в Новосибирской области 6 147
Гончаров А. А. Дополнение к флоре десмидиевых (*Desmidiales*, *Chlorophyta*) Приморского края (Россия) 10 118
Горовой П. Г., Чубарь Е. А., Волнова С. А. Новый для флоры российского Дальнего Востока род *Limonium* (*Limoniaceae*) и новый для флоры России вид *L. tetragonum* 7 144
Добрыш А. А. Новые и редкие виды *Rhizocarpon* (*Rhyzocarpaceae*, *Lichenes*) с островов Итуруп (Курильские острова) и Сахалин 7 133
Дорофеев В. И. Новые находки крестоцветных (*Brassicaceae*) на территории Европейской России 7 135
Иваненко Ю. А. *Gypsophila glandulosa* (*Caryophyllaceae*) — новый вид для флоры России 2 121
Киричок Е. И. Находка *Swertia perennis* (*Gentianaceae*) на северо-западе Смоленской области 2 124

Коновалова Г. В. Дополнение к флоре жгутиковых водорослей планктона Кроноцкого залива (Камчатка) . . . 6 137
Кустышева А. А. Новые находки растений в «лесном острове» на реке Море-Ю (Большеземельская тундра) . . . 10 124
Мавродиев Е. В., Сагалаев В. А., Матвеев Д. Е. К флоре Волгограда и его окрестностей . . . 7 139
Мочалова О. А., Хорева М. Г. Флористические находки на юге Магаданской области . . . 2 133
Павлова Н. С. Флористические находки на горе Сланникова (остров Сахалин) . . 3 129
Пауков А. Г. Находки *Caloplaca grimmiae* (*Lichenes*) на Среднем Урале . . . 5 136
Пыстина Т. Н., Херманссон Я., Кустышева А. А. Новые данные о распространении редкого вида *Leptogium rivulare* (*Collemataceae*, *Lichenes*) . . . 9 126
Тарасова Е. М. Новые и редкие для Кировской области сосудистые растения с территории государственного природного заповедника «Нургуш» . . . 6 141
Урбанавичене И. Н., Урбанавичюс Г. П. Новые и редкие для Азии и России лишайники из Южного Прибайкалья . . . 7 129
Чепинога В. В. *Brasenia schreberi* (*Cabombaceae*) — новый вид для флоры Сибири 6 144

Методика ботанических исследований

Илюшко М. В., Михайлова Н. А., Журавлев Ю. Н. Спектрофотометрический метод оценки окраски цветка на примере *Iris setosa* (*Iridaceae*) . . . 10 131

Охрана растительного мира

Медведева Л. А. Обзор альгологических исследований в заповедниках Приморского края . . . 1 136

Числа хромосом

Волкова С. А., Бойко Э. В., Гавриленко И. Г. Числа хромосом представителей некоторых семейств флоры Приморского края . . . 2 140

История науки

Линчевский И. А. Воспоминания о встречах с Н. И. Вавиловым . . . 4 117
Рудченко С. К., Сытин А. К. Мартын Матвеевич Тереховский (1740—1796), директор Медицинского Ботанического сада на Аптекарском острове в Петербурге 2 142
Сытин А. К. «Flora Petropolitana» Григория Соболевского: двести лет спустя . . . 10 136

Юбилеи и даты

Делле Г. В., Ярмишко В. Т. Лев Юстианович Буданцев (к 70-летию со дня рождения) . . . 11 147
Егорова Т. В., Тахтаджян А. Л. Элеонора Цолаковна Габриэлян (к 70-летию со дня рождения) . . . 9 132
Еленевский А. К., Новиков В. С., Павлов В. Н. Алексей Иванович Шретер (к 80-летию со дня рождения) . . . 3 134
Патриевская Г. Ф. Юрий Николаевич Нешатаев (к 70-летию со дня рождения) . . 4 123
Старшова Н. П. Роза Ефимовна Левина (1908—1987) (к 90-летию со дня рождения) 4 133

Хмелев К. Ф. Николай Сергеевич Камышев (1899—1985) (к 100-летию со дня рождения) 10 153
Ярмишко В. Т. Николай Евгеньевич Булыгин (к 75-летию со дня рождения) 12 134

Потери науки

Василевич В. И., Кузьмина Е. О., Смагин В. А., Юрковская Т. К. Памяти Марины Сергеевны Боч (1931—1998) 4 145
Гребенюк С. И. Памяти Александра Осиповича Тарасова (1914—1998) 8 123
Егорова Т. В., Виноградова В. М. Памяти Валентины Николаевны Гладковой (25 I 1936—2 IV 1998) 4 138
Немирович-Данченко Е. Н. Памяти Н. Н. Карташовой (18 IV 1907—14 X 1998) 2 152
Сытин А. К., Бородина-Грабовская А. Е., Егорова Т. В. Памяти Норы Ноевны Забинковой (28 V 1927—16 VI 1999) 11 141
Цвелев Н. Н., Егорова Т. В., Виноградова В. М. Памяти Вадима Николаевича Тихомирова (27 I 1932—11 VII 1998) 11 138
Юлова Г. А., Воротников В. П., Мининзон И. Л. Памяти Екатерины Васильевны Лукиной (1916—1997) 3 142

Критика и библиография

Бялт В. В., Гапон В. Н. «Кактус-Клуб» — новый журнал о суккулентах 6 150
Кожевников А. Е. (*Рецензия*). Флора префектуры Нагано. 1997 8 130
Лобанов А. Л. «Бобовые Северной Евразии: информационная система на компакт-диске» — первая отечественная ботаническая гипербаза данных 3 151
Мельник В. А. «Schlechtendalia» — новое периодическое издание 9 145
Миркин Б. М., Наумова Л. Г. (*Рецензия*). Значение пространственного и временнóго взглядов для понимания мозаики и процессов в растительности. Специальный отдел «Журнала науки о растительности». 1997 1 152
Миркин Б. М., Наумова Л. Г. (*Рецензия*). Ключевые вопросы динамики нарушений бореальных лесов. JVS. (Специальный отдел). 1998 5 146
Павлов В. Н. (*Рецензия*). Флора Эфиопии и Эритреи. Т. 6. 1997 7 148
Пименов М. Г. (*Рецензия*). Index Herbariorum Sinicorum. 1993 10 156
Саксонов С. В. О красных книгах Саратовской и Волгоградской областей и Республики Татарстан 1 145
Смагин В. А. (*Рецензия*). Продукционная экология водно-болотных угодий. 1998 12 141
Цвелев Н. Н. (*Рецензия*). Полевая флора Финляндии. 4-е изд. 1998 5 143
Яковлев Г. П. *Рецензия*). Гербарное дело: Справочное руководство. Русское издание. Кью, 1995 4 158

Хроника

Жилин С. Г. Месяц палеоботанических работ в Китае 12 147
Жукова Л. А. Основные направления научных исследований в области популяционной ботаники в Марийском государственном университете 1 156
Фирсов Г. А. Ботанические экскурсии по Северной Швеции 11 153
Хитун О. В. Пятое рабочее совещание по сравнительной флористике (Ижевск, 15—18 сентября 1998 г.) 6 152
Юрковская Т. К. 41-й симпозиум Международного союза науки о растительности 7 149

В Русском ботаническом обществе

Верхолат В. П. Приморское отделение Русского ботанического общества в 1998 году 8 133
Красильникова О. Н. Электронный справочник Русского ботанического общества 2 154
Устав Межрегиональной общественной организации «Русское ботаническое общество» 9 147

Письма в Редакцию

Егорова Т. В., Гельтман Д. В., Губанов И. А., Новиков В. С., Пименов М. Г., Соколова И. В. По поводу письма Н. Турланда и Г. Дэвидси о регистрации названий растений 5 154
Малышева Н. В. Об актуальной необходимости продолжения публикации «Библиографического справочника по „Ботаническому журналу"» 8 136
Росков Ю. Р. Отклики на письмо группы сотрудников Миссурийского ботанического сада «Регистрация названий растений — нежелательная, излишняя и неработоспособная система» 5 157
Турланд Н., Дэвидси Г. Регистрация названий растений — нежелательная, излишняя и неработоспособная система 5 149
Указатель новых названий растений (№ : с.) . . . . 1 : 160, 2 : 155, 3 : 158, 4 :160, 5:159, 6 : 159, 7 : 153, 8 : 138, 9 : 159, 10 : 157, 11 : 158, 12 : 133
Правила для авторов 7 154
8 139
10 158

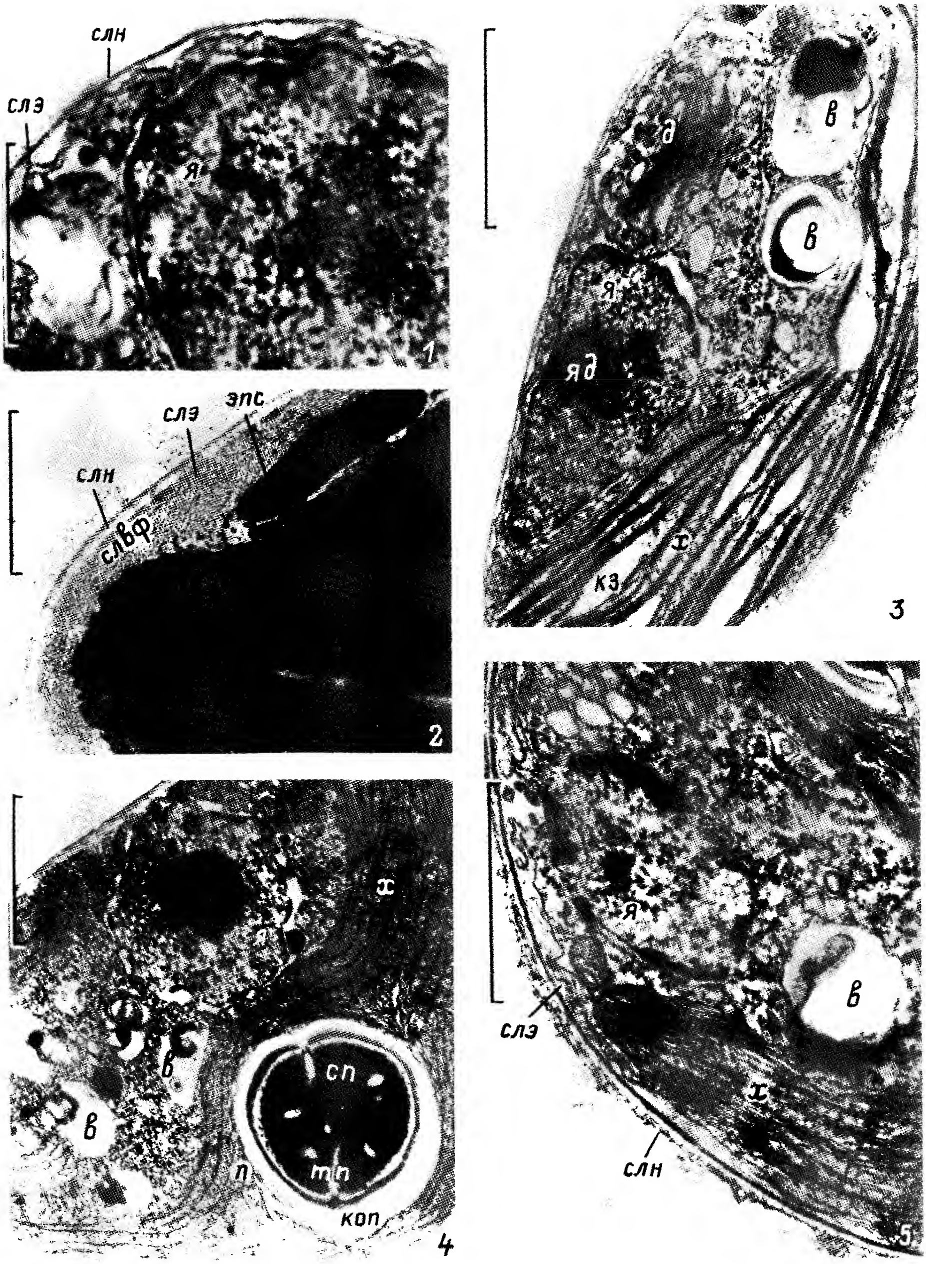


Таблица I. Ультраструктура *Chlorococcum minutum*.

1 — оболочка зооспоры, *2* — оболочка вегетативной клетки, *3* — зооспора, *4* — пиреноид, *5* — оболочка гаметы. *в* — вакуоль, *д* — диктиосома, *кз* — крахмальное зерно, *коп* — крахмальная обкладка пиреноида, *п* — пиреноид, *слвф* — фибриллярный слой, *слн* — наружный слой, *слэ* — электроноплотный слой, *сп* — строма пиреноида, *тп* — тилакоиды пиреноида, *х* — хлоропласт, *я* — ядро, *яд* — ядрышко. Масштабная линейка: *1* — 0.5 мкм; *2*—*4* — 1 мкм.

К с. 52

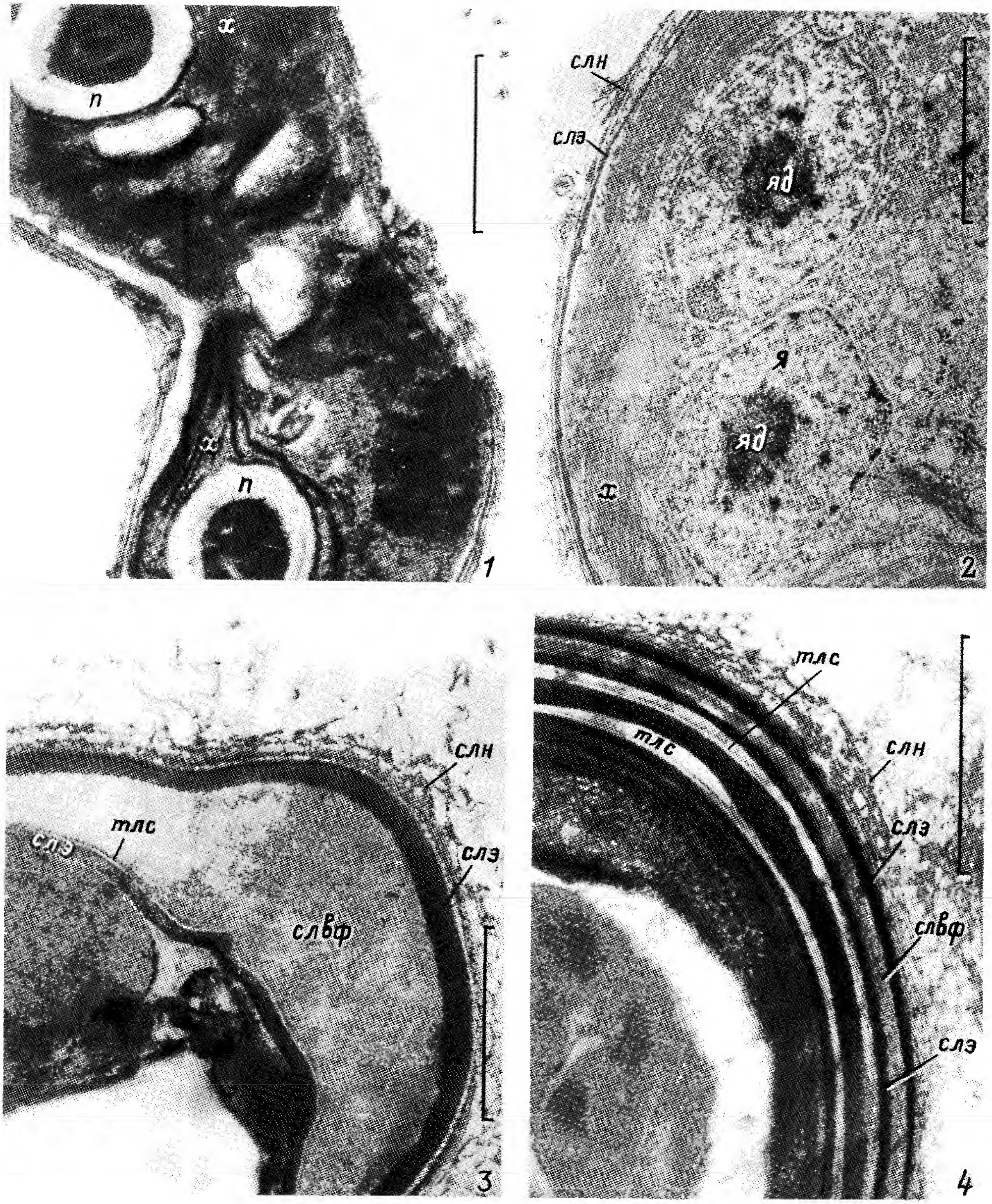


Таблица II. Ультраструктура зиготы *Chlorococcum minutum*.

1 — слияние гамет, *2* — молодая зигота, *3* — зигота со сформировавшейся вторичной оболочкой, *4* — оболочка зрелой зиготы. *тлс* — триламеллярный слой. Остальные обозначения те же, что и в табл. I. Масштабная линейка: *1*—*4* — 1 мкм.

К ст. В. А. Аверьяновой и С. В. Клицова, с. 62

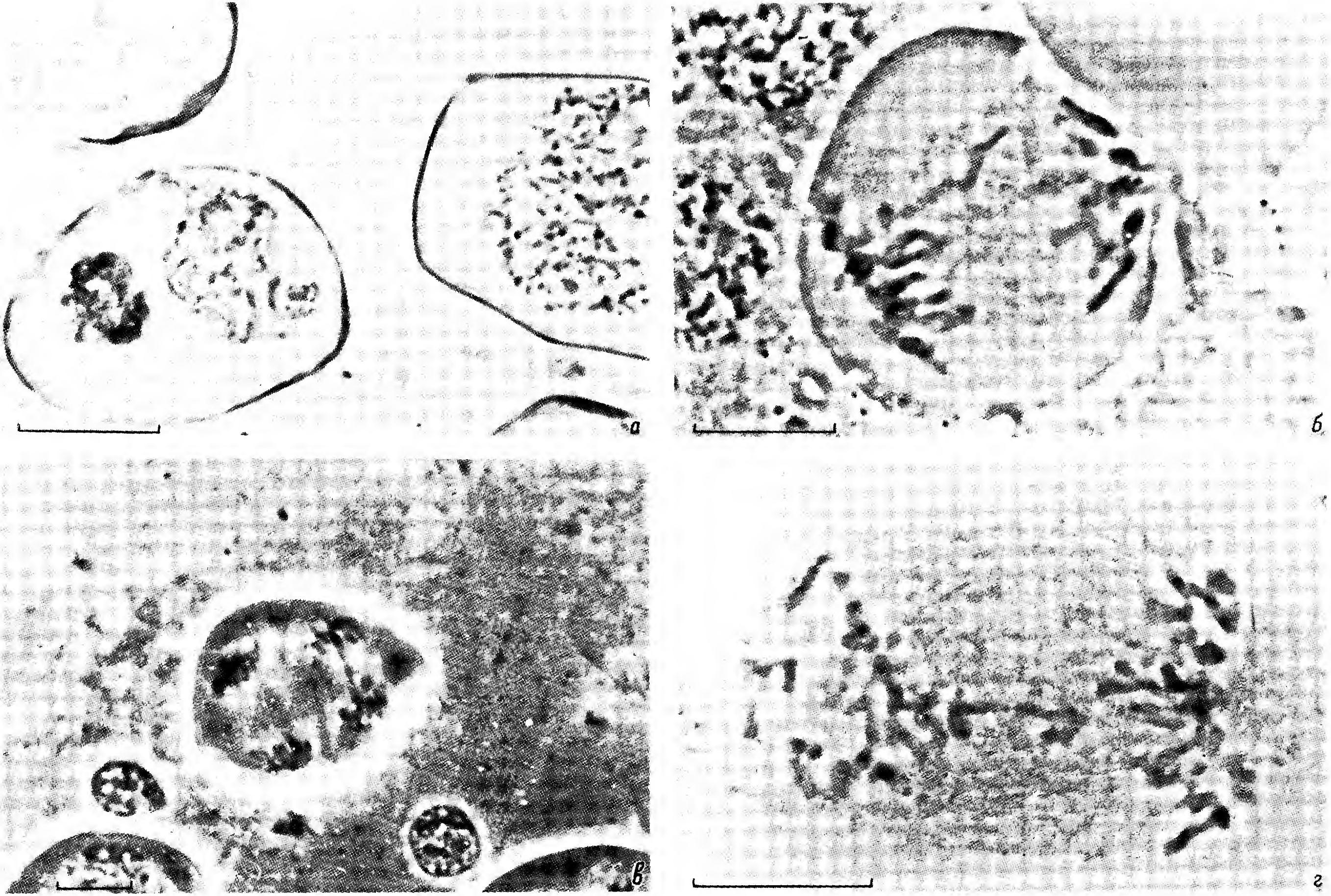


Таблица. Аномалии мейоза у *Convallaria majalis*.

а — микроядра в материнских клетках спор, *б* — мост в анафазе I, *в* — мост в анафазе II, *г* — замедленное расхождение хромосом. Масштабная линейка — 10 мкм.

К ст. Е. В. Зарембо и Э. В. Бойко, с. 69

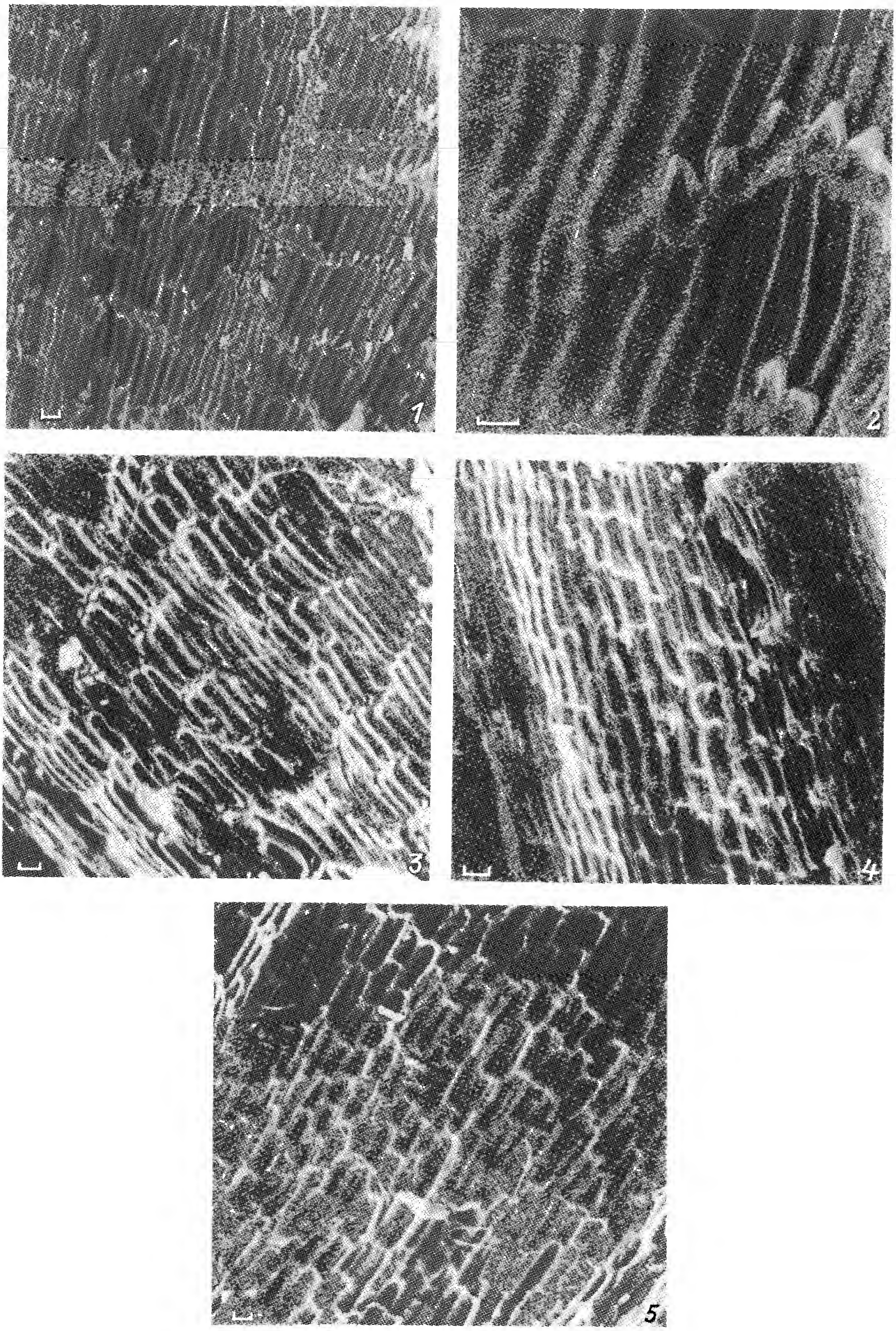


Таблица. Строение поверхности семянок *Sonchus*.

1, *2* — *S. oleraceus* (*1* — ×300, *2* — ×1000), *3* — *S. arenicola*, *4* — *S. arvensis*, *5* — *S. asper*. Масштабная линейка: *1*—*5* — 10 мкм.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1999. VOL. 84. N 12) Page

Iljina I. S., Yurkovskaya T. K. Phytoecological mapping and its urgent problems 1
Smirnova O. V., Chistyakova A. A., Zaugolnova L. B., Evstigneev O. I., Popadiouk R. V., Romanovsky A. M. Ontogeny of a tree 8
Volkova E. A., Galanina O. V., Makarova M. A., Khramtsov V. N. Vegetation study of Luga Bay area (Leningrad region) 21
Komolova S. A., Mirin D. M. Pattern of reestablishment dynamics of Piceetum oxalidosum and P. nemoralioso-oxalidosum 39

COMMUNICATIONS 50

Konstantinova I. A. The ultrastructural study of *Chlorococcum minutum* (*Chlorophyta, Chlorococcaceae*) at different stages of its life cycle 50
Averianova V. A., Klitsov S. V. On the karyology of *Convallaria majalis* (*Liliaceae*) in Moscow vicinity 54
Zarembo E. V., Boiko E. V. Morphological and anatomical structure of the achenes in the Far Eastern species of *Sonchus* (*Asteraceae*) 66
Tatarenko I. V., Batalov A. E. The biological and morphological features of *Leucorchis albida* (*Orchidaceae*) 74
Zhukova L. A., Osmanova G. O. Morphological plasticity of subterranean organs in *Plantago lanceolata* (*Plantaginaceae*) 80
Byalt V. V. The list of type specimens of *Crassulaceae* from western Australia, Tasmania and South America kept in the Herbarium of the Komarov Botanical Institute (LE) . . 87
Artamonov A. A. On the range of *Rosa kujmanica* (*Rosaceae*) 90
Pyak A. I., Ebel A. L. Geography and bioecological features of an endemic plant of south-eastern Altai mountains, *Mesostemma martjanovii* (*Caryophyllaceae*) 92
Mironova S. I. Some experience of gradient analysis of successions of the mine dumps in Yakutia 99
Lyashenko G. F. Dynamics of higher aquatic vegetation in the Rybinsk reservior 106

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 112

Menitsky G. L. Conspectus of Caucasian *Betulaceae* species 112
Sytin A. K. On the systematics of *Astragalus brachylobus* and *Astragalus varius* (*Fabaceae*) 117
Sennikov A. N. The genus *Hieracium* s. str. (*Asteraceae*) in the flora of the European part of Russia. Sections *Foliosa*, *Robusta*, *Accipitrina*, *Prenanthoidea*, *Prenanthella*, *Aestiva*, *Alpestria* 124
Index of new plant names 133

ANNIVERSARIES AND MEMORIAL DATES 134

Yarmishko V. T. Nikolai Evgenievich Buligin (on the occasion of his 75th birthday) 134

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 141

Smagin V. A. (*A review*). The production ecology of wetlands. 1998 141

CHRONICLE 147

Zhilin S. G. A month of palaeobotanical works in China 147
Author Index to the volume 84 (1999) 151

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1999. Т. 84. № 12) Стр.

Ильина И. С., Юрковская Т. К. Фитоэкологическое картографирование и его актуальные проблемы 1
Смирнова О. В., Чистякова А. А., Заугольнова Л. Б., Евстигнеев О. И., Попадюк Р. В., Романовский А. М. Онтогенез дерева 8
Волкова Е. А., Галанина О. В., Макарова М. А., Храмцов В. Н. Очерк растительности района Лужской губы Ленинградской области 21
Комолова С. А., Мирин Д. М. Особенности восстановительной динамики ельников кисличного и неморально-кисличного типов 39

СООБЩЕНИЯ 50

Константинова И. А. Ультраструктура *Chlorococcum minutum* (*Chlorophyta*, *Chlorococcaceae*) на разных стадиях жизненного цикла 50
Аверьянова В. А., Клицов С. В. О кариологии *Convallaria majalis* (*Liliaceae*) в Подмосковье 54
Зарембо Е. В., Бойко Э. В. Морфолого-анатомическое строение семянок дальневосточных видов рода *Sonchus* (*Asteraceae*) 66
Татаренко И. В., Баталов А. Е. Биоморфологические особенности *Leucorchis albida* (*Orchidaceae*) 74
Жукова Л. А., Османова Г. О. Морфологическая пластичность подземных органов у особей *Plantago lanceolata* (*Plantaginaceae*) 80
Бялт В. В. Список типовых образцов *Crassulaceae* из Западной Австралии, Тасмании и Южной Америки, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) 87
Артамонов А. А. О распространении *Rosa kujmanica* (*Rosaceae*) 90
Пяк А. И., Эбель А. Л. География и биоэкологические особенности эндемика юго-восточного Алтая *Mesostemma martjanovii* (*Caryophyllaceae*) 92
Миронова С. И. Опыт градиентного анализа сукцессий растительности на промышленных отвалах в Якутии 99
Ляшенко Г. Ф. Динамика высшей водной растительности Рыбинского водохранилища 106

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 112

Меницкий Ю. Л. Конспект видов семейства *Betulaceae* Кавказа 112
Сытин А. К. К систематике *Astragalus brachylobus* и *Astragalus varius* (*Fabaceae*) . . . 117
Сенников А. Н. Род *Hieracium* s. str. (*Asteraceae*) во флоре европейской части России. Секции *Foliosa*, *Robusta*, *Accipitrina*, *Prenanthoidea*, *Prenanthella*, *Aestiva*, *Alpestria* 124
Указатель новых названий растений 133

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 134

Ярмишко В. Т. Николай Евгеньевич Булыгин (к 75-летию со дня рождения) 134

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 141

Смагин В. А. (*Рецензия*). Продукционная экология водно-болотных угодий. 1998 . . . 141

ХРОНИКА 147

Жилин С. Г. Месяц палеоботанических работ в Китае 147
Авторский указатель тома 84 (1999) 151

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1999. Т. 84. № 12. 1—160.